

УДК 632.38, 635.34, 578.852

Мильви АГУР

## ВОСПРИИМЧИВОСТЬ СОРТОВ ТОМАТА К ИНФЕКЦИИ М- и S-ВИРУСОВ КАРТОФЕЛЯ

Во всех вирусологических работах, предусмотренных на получение чистых препаратов вирусов, требуется максимальный выход вируса. Последний находится в прямой зависимости от концентрации вируса в использованном растительном материале. Синтез вируса в разных восприимчивых видах происходит с неодинаковой интенсивностью. Так, например, концентрация вируса табачной мозаики в разных пораженных видах может варьировать от 0,001 до 2,977 мкг/г свежих листьев (Cheo, Gerard, 1971). При инфекции некоторых индикаторных видов N-вирусом картофеля также отмечались различия в относительной концентрации инфекционного начала (Агур, 1974). Концентрация вируса в пораженных растениях является показателем степени восприимчивости или устойчивости данного вида к определенному вирусу (Агур, 1984; Тийтс, Агур, в печати). По восприимчивости различаются не только виды, но и сорта одного и того же вида: например, сорта паприки к вирусу гравировки табака (Sowell, Demski, 1977), коровьего гороха к вирусу мозаики коровьего гороха (Khatri, Chemelu, 1973), сои к вирусу крапчатости земляного ореха (Demski, Kuhn, 1975), свеклы и репы к N-вирусу картофеля (Агур, 1975). Из этого вытекает, что успешному проведению вирусологических исследований биохимического и молекулярно-биологического характера должны предшествовать исследования по выяснению растений-резерваторов изучаемого вируса и сравнительное изучение их восприимчивости для отбора видов и сортов, в которых синтез вируса происходит более интенсивно.

Восприимчивые к вирусам картофеля виды следует искать в первую очередь среди представителей семейства паслёновых (Horvath, 1983). Одним широко используемым видом в качестве растения-резерватора этих вирусов является томат. Он служит хорошим индикатором в вирусологических исследованиях из-за быстрого произрастания и малотребовательности к условиям выращивания. Томат восприимчив к 37 вирусам, в том числе к 19, поражающим картофель (Klinkowski 1977a). Он является одним из немногих видов, поражающихся М-вирусом картофеля (МВК) системно. Известны и невосприимчивые к МВК сорта томата (Horvath, 1983). К сожалению, сравнительных данных о степени их восприимчивости в литературе практически не имеется. К другому представителю группы *Carlavirus*, S-вирусу картофеля (SBK), томат длительное время считали невосприимчивым (Klinkowski, 1968, 1977b; Гутникова, Крылов, 1980). Однако Н. М. Щербаковой и Э. В. Трускиновым (1972) обнаружены восприимчивые к SBK сорта томата — 'Невский' и 'Звездочка'. Первый вскоре стал широко использоваться в исследовательских лабораториях для размножения SBK, выпав из списка производственных сортов по причине своего сравнительно низкого роста и урожайности.

Настоящая работа была проведена с целью выявить перспективные, наиболее восприимчивые к МВК и СВК сорта томата, синтезирующие этот вирус в наиболее высоких концентрациях. В опытах выявилось влияние как сорта томата, так и изолята вируса на успешность заражения растений и интенсивность синтеза вируса в них.

## Материал и методика

В работе исследовали восприимчивость 15 сортов томата ('Адлерский', 'Виса', 'Внуковский', 'Карлсон', 'Лена', 'Невский', 'Немато', 'Немоне', 'Нортон', 'Перемога', 'Ревермун', 'Рианто', 'Солнышко', 'Спринт', 'Элегия') к 7 изолятам МВК: МВК-Г (из сорта картофеля 'Гибридный 14'), МВК-РК ('Рослин кастл'), МВК-В ('Вигри'), МВК-А ('Амекс'), МВК-С ('Стинна'), МВК-О ('Олев'), МВК-ИК ('Йыгева коллане') и к 4 изолятам СВК: СВК-С (из сорта картофеля 'Сулев'), СВК-В ('Вихола'), СВК-М ('Мавка') и СВК-Э9 (из сеянца картофеля 'Эба').

Растения томата выращивали в тепличных условиях в горшках. Инокуляцию растений проводили механически при помощи стеклянного шпателя и карборунда в стадии 4—5 листьев. Для каждой инокуляции брали не менее 10 растений.

Восприимчивость сортов томата к МВК и СВК проверяли на основе серологического анализа капельным методом при помощи антисывороток, полученных из МГУ. Концентрацию антигена опытных вирусов в разных сортах томата определяли антисывороткой, произведенной в секторе вирусологии ИЭБ АН ЭССР. Для изготовления антисывороток использовали следующие изоляты вирусов: для антисыворотки «М<sub>80-52</sub>» — изолят МВК из сорта картофеля 'Йыгева коллане', для «М<sub>78-49</sub>» — изолят МВК из 'Олев', для «S<sub>74-48</sub>» — изолят СВК из 'Детскосельский'.

Уровень концентрации антигена обоих вирусов определяли методом микроцентрифугирования, описанным ранее (Агур, 1984; Agur, 1985). Пробы собирали в период трехнедельной инфекции, т. е. при максимуме концентрации МВК в листьях *Solanum demissum* (Hödrejägvi и др., 1970). С каждого растения снимали по одному листу (третий с верхушки). Сок десяти листьев соединяли и использовали в качестве антигена для смешивания с каплями соответствующей антисыворотки. Полученной суспензией заполняли трубочки (две для каждой пробы). Микроцентрифугирование трубочек проводили на центрифуге МЦГ-8 в течение 2 мин. Высоту осадка в трубочках измеряли в микроскопе МВС-2.

## Результаты исследования и обсуждение

Результаты искусственного заражения сортов томата показали, что все 15 опытных сортов оказались восприимчивыми к использованным в опытах семи изолятам МВК. Признаки заболевания (мозаика и морщинистость) во всех комбинациях «сорт томата — изолят вируса» были относительно слабыми. Однако при серологическом анализе (капельным методом) был МВК обнаружен во всех комбинациях. При этом надо отметить, что интенсивность осадка в разных комбинациях не была одинаковой (табл. 1).

Растения томата всех 15 сортов, инокулированных изолятами СВК, не реагировали признаками заболевания, однако в растениях четырех

сортов вирус был серологически определен. Восприимчивыми ко всем опытным изолятам SBK (SBK-Э9, SBK-М, SBK-С, SBK-В) оказались 'Невский', 'Немоне', 'Нортон', лишь к изоляту SBK-Э9 — 'Солнышко' (табл. 1).

Таблица 1  
Table 1

Восприимчивость сортов томата к инфекции разных изолятов MBK и SBK  
Susceptibility of the varieties of tomato to the infection of isolates  
of potato viruses M and S

Сорта томата	Изоляты MBK							Изоляты SBK			
	MBK-Г	MBK-РК	MBK-В	MBK-А	MBK-С	MBK-ИК	MBK-О	SBK-С	SBK-Э9	SBK-В	SBK-М
'Адлерский'	++	+	+	+	+	(+)	(+)	—	—	—	—
'Виса'	++	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
'Внуковский'	++	(+)	(+)	0	+	+	+	—	—	—	—
'Карлсон'	+	(+)	+	+	+	(+)	+	—	—	—	—
'Лена'	+	+	++	+	(+)	++	+	—	—	—	—
'Невский'	++	++	+	(+)	+	+	(+)	+	+	(+)	+
'Немато'	(+)	(+)	+	+	+	+	+	—	—	—	—
'Немоне'	(+)	+	(+)	+	+	(+)	+	+	+	(+)	(+)
'Нортон'	+	(+)	+	++	+	(+)	(+)	(+)	+	+	+
'Перемога'	+	++	+	+	+	+	+	—	—	—	—
'Ревермун'	(+)	(+)	++	+	+	++	+	—	—	—	—
'Рианто'	+	(+)	+	0	+	+	+	—	—	—	—
'Солнышко'	+	+	(+)	0	+	++	+	—	(+)	—	—
'Спринт'	+	(+)	+	(+)	(+)	++	+	—	—	—	—
'Элегия'	++	+	+	0	(+)	+	+	—	—	—	—

Примечание. Интенсивность осадка: ++ — обильный, + — средний, (+) — слабый осадок, — — осадок не образовался, 0 — опыт не проводился.

Степень восприимчивости разных сортов томата к изолятам MBK и SBK определяли по уровню концентрации антигена в зараженных растениях. Опыт был поставлен с тремя изолятами MBK (MBK-ИК и MBK-Г на 15 сортах и MBK-РК на 9 сортах) и двумя изолятами SBK (SBK-Э9 и SBK-М на 3 сортах). Результаты опытов показали, что уровень концентрации антигена обоих опытных вирусов имел зависимость как от сорта томата (в котором размножали вирус), так и от изолята вируса (табл. 2). При этом следует обращать внимание на то, что данные по использованию разных антисывороток, произведенных к разным изолятам одного и того же вируса, часто не совпадали, или были противоречивы. Судя по результатам, полученным с двумя антисыворотками на MBK, наивысшие концентрации изолята MBK-Г присущи сортам 'Элегия', 'Невский', 'Лена' и 'Спринт', изолята MBK-РК — 'Невский' и 'Виса', изолята MBK-ИК — 'Солнышко', 'Спринт', 'Лена' и 'Элегия'. Сюда же можно причислить сорта 'Ревермун' и 'Перемога', полученные лишь антисывороткой «М<sub>80-52</sub>». Эти сорта можно считать и наиболее подходящими для размножения названных изолятов MBK в целях получения максимального выхода вируса. Концентрация изолята MBK-ИК оставалась низкой в сортах 'Немоне' и 'Карлсон', MBK-Г — в 'Ревермун' и 'Немато', MBK-РК — в 'Немато' и 'Спринт'. Итак, общего для всех

Таблица 2  
Table 2

Уровень концентрации антигена изолятов МВК и SBK при определении двумя  
антисыворотками

The level of the antigen concentration of the isolates of potato viruses M and S  
at the determination with two immune serums

Сорта томата	Изоляты вирусов							
	МВК-ИК		МВК-Г		МВК-РК		SBK-Э9	SBK-М
	Использованные антисыворотки							
	«M <sub>78-49</sub> »	«M <sub>80-52</sub> »	«M <sub>78-49</sub> »	«M <sub>80-52</sub> »	«M <sub>78-49</sub> »	«M <sub>80-52</sub> »	«S <sub>74-48</sub> »	«S <sub>74-48</sub> »
'Адлерский'	8,5	15,0	5,5	17,0	0	0	0	0
'Виса'	7,5	24,2	5,5	17,0	12,0	16,0	0	0
'Внуковский'	10,0	24,5	5,0	14,0	8,5	8,0	0	0
'Карлсон'	7,0	15,0	6,5	12,0	9,0	7,5	0	0
'Лена'	27,5	18,5	18,5	9,0	0	0	0	0
'Невский'	10,5	17,5	9,0	16,0	18,0	16,0	5,5	4,0
'Немато'	9,0	24,0	5,5	8,0	5,5	6,0	0	0
'Немоне'	9,5	10,0	8,0	10,5	0	0	3,5	5,0
'Нортон'	11,0	7,5	15,5	10,0	11,5	9,5	5,0	4,5
'Перемога'	10,5	24,5	5,0	12,0	10,5	16,0	0	0
'Ревермун'	6,5	31,0	5,5	8,0	10,0	6,0	0	0
'Рианто'	10,5	16,0	6,5	13,0	0	0	0	0
'Солнышко'	28,5	25,5	10,0	9,5	0	0	0	0
'Спринт'	23,5	24,5	14,0	12,5	5,5	4,5	0	0
'Элегия'	17,5	25,0	16,0	18,0	0	0	0	0

Примечание. 0 — опыт не проводился.

опытных изолятов МВК сорта томата, который превосходил бы других по степени восприимчивости, выявить не удалось. Наоборот, опытные изоляты МВК достигли наибольшей концентрации в разных сортах. Из трех изолятов МВК, использованных в опыте, наивысших концентраций достиг МВК-ИК.

Концентрация МВК в пораженных сортах томата превосходила концентрацию SBK. Заметной разницы между уровнями концентрации антигена разных изолятов SBK в изученных сортах не наблюдалось.

Широко используемым для размножения МВК является сорт 'Перемога'. С целью выяснения различий в интенсивности синтеза разных изолятов МВК в растениях этого сорта был поставлен специальный опыт. Растения сорта 'Перемога' инокулировали семью опытными изолятами МВК. Определение уровня концентрации антигена этих изолятов, проведенное по вышеописанной методике, показало, что синтез разных изолятов вируса в растениях одного и того же сорта происходит с разной интенсивностью (табл. 3). Как уже отмечалось, результаты, полученные разными антисыворотками, не совпадали. При использовании антисыворотки «M<sub>78-49</sub>» (произведенной к изоляту МВК-О) более высокие концентрации вируса определялись в растениях, зараженных изолятами МВК-О и МВК-С, и более низкие — изолятами МВК-Г. При использовании антисыворотки «M<sub>80-52</sub>» (произведенной к изоляту МВК-ИК) более высокие концентрации определялись при МВК-ИК, МВК-РК

Таблица 3  
Table 3

Сравнение уровня концентрации антигена семи изолятов МВК в сорте томата 'Перемога'

The level of the antigen concentration of seven isolates of potato virus M in tomato variety 'Peremoga'

Изолят вируса	Антисыворотка	
	«М78—49»	«М80—52»
МВК-В	12,0	10,0
МВК-А	11,5	11,5
МВК-Г	7,5	9,5
МВК-С	13,0	14,0
МВК-РК	10,0	14,5
МВК-О	14,0	10,0
МВК-ИК	9,5	18,5

и МВК-С и более низкие — при МВК-Г. Данные, свидетельствующие о зависимости серологической реакции от изолята вируса (антигена), а также от антисыворотки, использованной для определения, могут быть интерпретированы и как показатели антигенной близости. Зависимость определяемости вируса от происхождения антисыворотки была отмечена и ранее (Хёдрейрв, Агур, 1986). Такая зависимость результатов исследования от объекта (изолят вируса) и средств опыта (антисыворотка, сорт) неизбежно влияет на общие выводы и объясняет причины полу-

чения разными авторами противоречивых результатов.

Полученные в настоящей работе данные свидетельствуют, что восприимчивость сортов томата, выраженная уровнем концентрации антигена вируса в зараженных растениях к разным изолятам одного и того же вируса, разная. При выборе растений для размножения определенного вируса, а также его изолята, важен не только вид, но и сорт растения. Разница в уровне концентрации антигена при разных комбинациях «изолят вируса—сорт растения» может быть значительной. В исследовательских работах, успех которых зависит от количества исследуемого материала (выхода вируса), это иногда является определяющим фактором. Значит, данные о восприимчивости вида к определенному вирусу являются неудовлетворительными, к ним должны быть добавлены данные о восприимчивости сортов этого же вида и даже данные о степени восприимчивости их к разным изолятам определенного вируса.

На основе уровня концентрации антигена в зараженных растениях были рекомендованы для размножения некоторых изолятов МВК следующие сорта томата: для МВК-ИК — 'Солнышко', 'Спринт', 'Лена' и 'Элегия', для МВК-Г — 'Элегия', 'Невский', 'Лена', 'Спринт', для МВК-РК — 'Виса' и 'Невский'.

Для размножения и сохранения СВК широко используется сорт 'Невский'. По данным настоящей работы для этой цели можно рекомендовать еще два сорта — 'Нортон' и 'Немоне'. Оба они оказались восприимчивыми ко всем четырем изученным изолятам СВК, использованным в опытах искусственного заражения. Эти сорта по массе и высоте превосходят сорт 'Невский', однако последнее свойство может стать недостатком, затрудняющим выращивание их в качестве индикаторных растений в тепличных условиях.

Итак, «восприимчивость вида к вирусной инфекции» является понятием, которое можно рассматривать в двух аспектах: в более широком — восприимчив ли тот или иной вид к данному вирусу вообще, и в более узком — восприимчивы ли все сорта данного вида к инфекции всеми изолятами определенного вируса, и в какой степени восприимчивость проявляется при разных комбинациях изолятов вируса и сортов растений. Исследования восприимчивости разных видов к инфекции определенным вирусом, т. е. выявление круга растений-хозяев его, является первым шагом при охарактеризовании и идентификации каждого вируса. Исследования, направленные на изучение восприимчивости

в более узком аспекте, т. е. на уровне «изолят вируса — сорт растения», сводятся к наиболее детальному описанию соотношения вирус — растение, раскрывая при этом варибельность не только инфекционных свойств разных изолятов одного и того же вируса, но и степень восприимчивости разных сортов одного и того же вида. Такие данные имеют большое практическое значение в фитовирусологии. В практике защиты растений на таком материале базируется выбор более устойчивых к вирусным заболеваниям сортов, в исследовательской работе — возможность использовать в опытах наиболее восприимчивые сорта, синтезирующие максимальную концентрацию вируса. Кроме того, данные о восприимчивости на уровне изолята вируса и сорта растения могут быть использованы в теоретических целях при разработке генетических основ селекции. Селекция сельскохозяйственных культур, как правило, направлена на создание резистентных к патогенам сортов. В вирусологических работах, наоборот, требуются виды и сорта, являющиеся наиболее восприимчивыми к заражению определенными вирусами или его изолятами. Из этого вытекает, что фитовирусология требует наряду с поисками новых восприимчивых видов и селекции новых, более восприимчивых к вирусной инфекции сортов, в которых синтез определенного вируса и изолята происходит более интенсивно.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агур М. О динамике относительной концентрации некоторых мозаичных вирусов и интенсивности симптомов заболевания. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1974, 23, № 3, 233—245.
- Агур М. О. Некоторые дополнения к методам определения концентрации фитовирусов. — В кн.: Тез. докл. VIII Всес. сов. «Теория и практика использования иммунитета сельскохозяйственных культур к вирусным болезням». Вильнюс, 1984, 192—194.
- Гутникова З. И., Крылов А. В. Растения-индикаторы вирусов картофеля. Владивосток, 1980.
- Тийтс А. А., Агур М. О. О категориях фитовирусологии, связанных с резистентностью. — Изв. АН ЭССР. Биол. (в печати).
- Хёдрярв У. Г., Агур М. О. Об использовании поливалентных антисывороток в сельскохозяйственной фитовирусологии. — Мат-лы респ. конф. «Фундаментальные аспекты и практическое применение в медицине и сельском хозяйстве достижений биотехнологии. Тарту—Кяэрику, 1984». Тарту, 1986, 32—36.
- Щербакова Н. М., Трускинов Э. В. О возможности заражения томатов вирусом S картофеля. — Доклады ВАСХНИЛ, 1972, № 10, 17—18.
- Agur, M. The host range of the potato virus N. — ENSV TA Toim. Biol., 1975, 24, N 2, 151—161.
- Agur, M. A simple method for the quantitative serological assay for plant viruses. — Proc. Acad. Sci. ESSR. Biol., 1985, 34, N 3, 188—191.
- Cheo, P. C., Gerard, J. S. Differences in virus-replicating capacity among plant species inoculated with tobacco mosaic virus. — Phytopathology, 1971, 61, 1010—1012.
- Demski, J. W., Kuhn, C. W. Resistant and susceptible reaction of soybeans to peanut mottle virus. — Phytopathology, 1975, 65, 95—99.
- Horvath, J. New artificial hosts and non-hosts of plant viruses and their role in the identification and separation of viruses. XVIII. Concluding remarks. — Acta Phytopath. Hung., 1983, 13, 121—161.
- Hödrejärv, U., Olsper, K., Tarassova, K. A method for purification of potato virus M. — ENSV TA Toim. Biol., 1970, 19, N 3, 231—234.
- Khatr, H. L., Chemelu, V. V. Metabolism of resistant and susceptible cowpea varieties infected with cowpea mosaic virus. III. Changes in some aspects of N-metabolism. — Indian Phytopath., 1973, 26, 708—712.
- Klinkowski, M. Pflanzliche Virologie. 2. Berlin, 1968.
- Klinkowski, M. Pflanzliche Virologie. Registerband. Berlin, 1977a.
- Klinkowski, M. Pflanzliche Virologie. 2. Berlin, 1977b.
- Sowell, G., Demski, J. W. Resistance of plant introductions of pepper to tobacco etch virus. — Plant Disease Reporter, 1977, 61, 146—148.

## TOMATISORTIDE VASTUVÖTLIKKUSEST KARTULI M- JA S-VIIRUSE NAKKUSELE

Artiklis on käsitletud 15 tomatisordi kunstlikku nakatamist kartuli M-viiruse (KMV) seitsme ja kartuli S-viiruse (KSV) nelja isolaadiga ning toodud andmed nende isolaatide kontsentratsiooni taseme kohta nakatatud sortides. Nakkuskatsete tulemused näitasid, et kõik uuritud sordid olid vastuvõtlikud KMV katses olnud isolaatidele. On välja selgitatud kolm uut KSV-le vastuvõtlikku tomatisorti ('Nemone', 'Nortona', 'Solnõško'), millest kaht esimest võib soovitada selle viiruse paljundamiseks. Tomatisortide vastuvõtlikkuse taset viirusnakkusele on hinnatud viiruskontsentratsiooni (antigeeni kontsentratsiooni) alusel. Selgus, et viiruskontsentratsiooni tase sõltus niihästi tomatisordist kui ka viirusisolaadist. Välja selgitada sellised kombinatsioonid sort—viirusisolaat, milles viiruskontsentratsioon saavutab kõrge taseme, on eriti tähtis nendes virooloogilistes töodes, mis põhinevad viiruste puhaspriparaatide kasutamisel. Ühtlasi võimaldavad seda laadi andmed täpsemalt lahti mõtestada viirusvastuvõtlikkuse mõistet. On tõstatatud vajadus aretada indikaatorliikide kõrgema viirusvastuvõtlikkusega sorte.

## SUSCEPTIBILITY OF THE VARIETIES OF TOMATO TO THE INFECTION OF POTATO VIRUS M AND S

Fifteen varieties of tomato ('Adlerski', 'Visa', 'Vnukovski', 'Karlson', 'Lena', 'Nevski', 'Nemato', 'Nemone', 'Nortona', 'Peremoga', 'Rianto', 'Solnyshko', 'Sprint', 'Elegia') were infected with seven isolates of the potato virus M (PVM) and four isolates of the potato virus S (PSV) by sap inoculation. The degree of the susceptibility of the tomato varieties to the virus infection was determined on the basis of the results obtained by measuring the concentration of the virus antigen in plants infected. For the detection of the antigen-antibody precipitate amounts in the plants the drop-agglutination method combined with microcentrifugation (Agur, 1985) was used three weeks after inoculation. The virus concentration in plants depended on the virus isolate as well as on the tomato variety. The highest concentrations of the isolate PVM-JK were determined in the varieties 'Solnyshko', 'Sprint', 'Lena' and 'Elegia', of the isolate PVM-G in 'Elegia', 'Lena', 'Nevski' and 'Sprint', and of the isolate PVM-RC in 'Nevski' and 'Visa'. The combinations "a variety of tomato—an isolate of PVM" with the high virus concentration were recommended to use in the virological experiments for multiplying the virus and getting the virus preparations.

There were only two varieties of tomato ('Nevski', 'Zvezdotshka') known to be susceptible to the infection of PVS. Three new varieties susceptible to PVS were found. The varieties 'Nortona' and 'Nemone' were susceptible to all the isolates of PVS studied (PVS-M, PVS-V, PVS-S, PVS-E9), the variety 'Solnyshko' was susceptible to PVS-E9 only.

The selection of more susceptible varieties of indicator plants is recommended.