

ВПЛИВ ВІРУСНОЇ ІНФЕКЦІЇ НА НАСІННЄВИЙ ЗАЧАТОК КВАСОЛІ

Досліджено будову, розвиток і функції насінневого зачатка квасолі звичайної за умов системного зараження рослин вірусами жовтої мозаїки квасолі й тютюнової мозаїки, які здатні одночасно передаватися насінням. У цитоплазмі і ядрах клітин зародків, що розвиваються, виявлено кристалічні гексагональні й дифузійні зернисті вірусні включення. За особливостями будови васкулярної системи насінневих зачатків рослин квасолі звичайної і локалізації вірусних включень в тканинах зародків показано шляхи транспорту вірусів.

квасоля звичайна, насінневий зачаток, інтегумент, нуцелус, зародок, кутикула, вірус тютюнової мозаїки, вірус жовтої мозаїки квасолі, вірусні включення

Передача вірусів насінням — достатньо розповсюджений спосіб зараження рослин [6, 7, 13]. Вірусні частинки можуть бути локалізовані як у зародках насіння, так і в насінневій шкірці (тесті) [7]. У зрілому насінні віріони виявляються значно рідше, ніж у насінневих зачатках. Для вірусу жовтої мозаїки квасолі (ВЖМК, *Bean yellow mosaic virus*) описано випадки, коли вірусні частинки виділялися із зародків, однак не виявлялися у зрілому насінні квасолі звичайної (*Phaseolus vulgaris* L.) [6]. Зафіксовано також тенденцію до зменшення кількості інфікованого насіння бобових культур за умов тривалого його зберігання [6]. У насінні ступінь стійкості вірусів до високих температур значно вища, ніж у вегетативних органах рослин [5]. Наприклад, ВЖМК витримує термообробку насіння до 100°C, але легко елімінується за умов незначного нагрівання рослин у культурі *in vitro* [6, 7]. Причини підвищеної стійкості вірусів до високих температур у насінні недостатньо вивчені. На думку окремих авторів, це явище пов'язано насамперед з низьким пулом води, специфічним структурно-молекулярним складом і високою концентрацією білків у насінні рослин [7].

Серед вірусів, що передаються насінням, в аспекті вивчення модельної системи (насіння — репро-

М.Д. МЕЛЬНИЧУК,
доктор біологічних наук,
член-кореспондент НААН України,

І.П. ГРИГОРЮК,
доктор біологічних наук,
член-кореспондент НААН України,

А.Ф. ЛИХАНОВ,
кандидат біологічних наук,

С.В. ЛИЧ, аспірант,

А.А. КЛЮВАДЕНКО,
кандидат сільськогосподарських наук,

П.Ю. ДРОЗД, аспірант
Національний університет біоресурсів
і природокористування України

дуктивна сфера рослини — фітовіруси) значний інтерес представляє ВЖМК. Це один з найпоширеніших фітопатогенів групи *Potyvirus*, що уражає рослини родини бобових (*Fabaceae*). Вірус виявлено у рослин квасолі (квасоля звичайна — *Phaseolus vulgaris* L., гостролиста — *P. acutifolius* A. Grey, рисова — *P. calcaratus* Roxb.), гороху посівного (*Pisum sativum* L.), кінських бобів (*Vicia faba* L.), буркуна білого (*Melilotus albus* Medic.) і лікарського (*M. officinalis* L.), чини запашної (*Lathyrus odontitis* L.), конюшини лучної (*Trifolium pratense* L.), гірської (*T. hybridum* L.), багряної (*T. incarnatum* L.), горошку посівного (*Vicia sativa* L.) та волохатого (*V. villosa* Roth.), люпину жовтого (*Lupinus luteus* L.), білого (*L. albus* L.) та вузьколистого (*L. angustifolius* L.), робінії псевдоакації (*Robinia pseudoacacia* L.). Із представників інших родин ВЖМК уражає гладіолус (*Gladiolus* spp.), осот польовий (*Sonchus arvensis* L.) [4, 6, 9, 14]. Однак ВЖМК передається насінням лише деяких з наведених вище видів рослин. За існуючими даними, у рослин кормових бобів, які інфіковані ВЖМК, від 0,1 до 12,0% насінин містять віруси, квасолі звичайної — до 40,0%, види люпину — до 60,0%. В літературі наведено дані щодо передачі ВЖМК насінням гороху посівного і буркуна білого, які потребують експериментального підтвердження [6].

Показано, що активний міжклітинний транспорт елементів вірусного генома здійснюється за допомогою транспортних білків, що кодується вірусом [1]. За умов змішаних інфекцій можливе явище комплементативності транспортної функції, у результаті якої залежні віруси, що використовують транспортні білки вірусу-помічника, долають міжклітинні бар'єри й поширюються по всій рослині [3]. Значні досягнення в розкритті механізмів транспорту фітовірусів отримано на вегетативних органах рослин [1, 3]. Проте структурна організація, розвиток і функціональні особливості тканин насінневих зачатків, для яких характерна виражена специфічність, в аспекті вивчення механізму транспорту вірусів потребують спеціальних досліджень. У зв'язку з цим, актуальними є системні дослідження структурної організації насінневих зачатків в умовах змішаної вірусної інфекції та потенційної здатності рослинного організму формувати бар'єри, що перешкоджають проникненню вірусів у тканини генеративних органів рослин.

Методика досліджень. Дослідження структурної організації, розвитку й функцій насінневих зачатків, особливостей транспорту вірусних частинок у тканинах інфікованих рослин квасолі звичайної провадили на нативному та фіксованому матеріалі. Модельні рослини квасолі звичайної вирощували зі здорового й інфікованого ВЖМК насіння в умовах термального приміщення з 16-годинним фотоперіодом. Основним об'єктом досліджень обрано систему перенесення фітовірусів з насінин уражених рослин у вегетативні органи і далі у насінневі зачатки та зародки рослин нової генерації.

Визначення і локалізацію вірусів в тканинах симптомних рослин здійснювали методом растрової електронної мікроскопії. Цитологічні й анатомічні дослідження тканин рослин квасолі звичайної виконували на поствітних мікропрепаратах завтовшки 7—10 мкм. Матеріал для ембріологічних досліджень фіксували протягом 24 год фіксатором Чемберлена [8].

Зрізи тканин фарбували залізним гематоксилином за Гейденгайном [11]. Вірусні включення виявляли методом люмінесцентної мікроскопії із застосуванням флюорохрому — акридинового оранжевого (розведення — 1:10000) на мікроскопі Axioscope A-1 Carl Zeiss [2]. Тривалість фарбування флюорохромом (за рН — 5,6) і наступного відмивання тканин насінневих зачатків у дистильованій воді — 5 хв. Люмінесценцію нуклеїнових кислот у клітинах гасили 5% трихлороцтовою кислотою (ТХО). Для цього ще незабарвлені зрізи обробляли ТХО впродовж 15 хв на водяній бані за температури 90°C [2]. Для вивчення будови клітинних оболонок тканини насінневих зачатків квасолі звичайної фарбували корифосфіном (1 : 1000). Відкладення калози в структурних елементах насінневих зачатків визначали за її флуоресценцією з барвником — аніліновим синім. Фотодокументацію матеріалів і цифрову обробку експериментальних даних виконували в програмі AxioVision 40V Carl Zeiss.

Результати досліджень. У польових умовах листки рослин, уражених ВЖМК, мають патологічні

зміни мозаїчного типу. Хвороба іноді супроводжується деформацією листкових пластинок, а в деяких випадках — прогресуючим хлорозом і некротичною плямистістю. У модельному експерименті перші ознаки вірусного патогенезу у проростків квасолі звичайної, яку вирощували з насіння, інфікованого ВЖМК, нами були виявлені у фазі формування перших справжніх листків. Листкові пластинки інфікованих рослин мали ознаки хлорозу і відрізнялися лише незначним відставанням у рості (рис. 1). На стадії закладання перших генеративних бруньок на поверхні листків уздовж жилок першого й другого порядків з'являлися характерні для ВЖМК чітко виражені хлоротичні плями, площа яких поступово збільшувалась (рис. 1, в). На стадії зв'язування і розвитку бобів на адаксіальній поверхні листків виявлено ознаки крапкових некрозів, які надалі зливалися в суцільні некротизовані ділянки. Уражені вірусом листки рослин квасолі звичайної скручувалися, передчасно засихали та обпадали.

За умов вегетаційного досліду (просторова ізоляція кореневих

систем і пагонів, відсутність комах-переносників) горизонтальне перенесення вірусів від хворих рослин до здорових було виключено.

Вертикальне перенесення вірусів у рослинному організмі відбувається за допомогою дальнього (пасивний транспорт віріонів з уражених ділянок з током асимілянтів по елементах провідної системи в тканини рослин, включаючи репродуктивні) і ближнього транспорту (по симпласту — від клітини до клітини) [5].

Електронно-мікроскопічні дослідження рослин підтвердили наявність в симптомних листках квасолі звичайної віріонів двох морфотипів — паличкоподібного з лінійними розмірами 300 нм (рис. 1, д) і нитчастого — 750 нм (рис. 1, е).

За морфологічними ознаками віріонів і характером протікання патогенезу в листках віруси можуть бути ідентифіковані як ВТМ та ВЖМК. Отже, отримані нами фактичні дані засвідчують можливість передачі насінням квасолі звичайної одночасно двох таксономічно відданих видів вірусів.

У вивченні способу проникнення вірусів у тканини зародків рослин значний інтерес представляє здатність квіток до самозапилення, що допускає можливості перенесення фітопатогенів пилом. Самозапилення рослин квасолі звичайної відбувається до моменту розкриття квіток. За нашими даними квітки інфікованих вірусом рослин дрібніші, ніж здорових. Встановлено, що 20—35% з них в'янули й обпадали ще на стадії бутонів. Проте у хворих рослин, навіть на фоні загального зниження показника реалізації репродуктивного потенціалу, після самозапилення формувалися повноцінні боби (рис. 1, г). Динаміка розвитку плодів у хворих рослин дещо уповільнювалась. На плаценті зав'язі безсимптомних рослин формувалось у середньому 5—6 насінневих зачатків. У рослин, одночасно уражених ВЖМК і ВТМ, кількість повноцінних насінневих зачатків зменшувалась до 3—4, а аберантних — збільшувалась. Проте вирощування інфікованих рослин квасолі звичайної за сприятливих умов, постійної температури (25 ± 1°C), відносної вологості повітря (70 ± 5%) і достатнього для вегетації рівня освітлення (5—7 кЛк) давало можливість рослинам зі змішаною вірусною інфекцією частково або повністю реалізувати репродуктивну функцію.

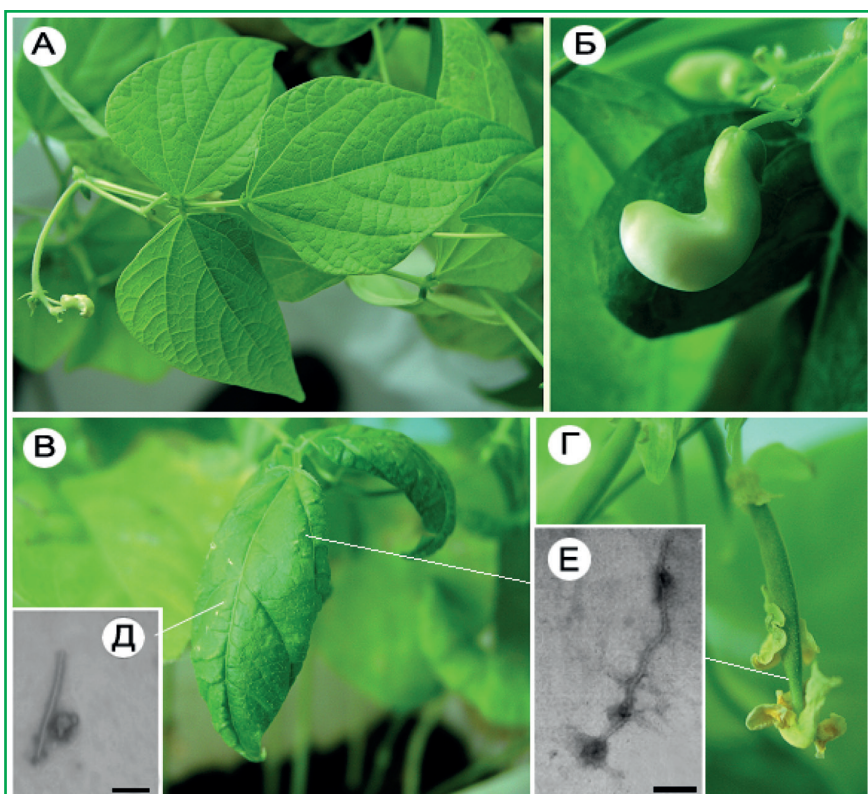


Рис. 1. Морфологічні ознаки листків і генеративних органів рослин квасолі звичайної:

А — здорові, В — уражені вірусами листки; Б — квітка здорової рослини до розкриття; Г — формування боба на ураженій ВЖМК і вірусом тютюнової мозаїки (ВТМ) рослині; Д — віріон ВТМ; Е — віріон ВЖМК; лінійка — 100 нм

Мікроскопічними дослідженнями встановлено, що насінневий зачаток у рослин квасолі звичайної кампілотропного типу [10], красинуюцелятний, бітегмальний (рис. 2). Внутрішній інтегумент тришаровий (клітини майже ізодіаметричні — 17—25 мкм), зовнішній — масивний багатощаровий, з боку рафе — 100—120 мкм, антирафе — 45—50 мкм. Мікропіле вигнуте або зигзагоподібне, утворюється обома інтегументами. У мікропілярній зоні клітини епідерми зовнішнього інтегумента перетворюються в секреторні. Секреторні клітини виділяють біологічно активні речовини, які стимулюють проростання пилкової трубки й сприяють її входженню у простір мікропілярного каналу.

Внутрішній епідерміс внутрішнього інтегумента до моменту запліднення насінневого зачатка трансформується в інтегументальний тапетум (ендотелій), клітини якого поступово витягаються в радіальному напрямку, а цитоплазма стає зернистішою й гущішою, ядра дрібні — 7—8 мкм. Клітини шару, що підлягає, залишаються дрібними і табличчастими, із дещо подовженими периклінальними стінками. Межа між внутрішнім і зовнішнім інтегументами нечітка, місцями розпливчата.

Фунікулус насінневого зачатка масивний і короткий (140—160 мкм), зі слабо вираженим фунікулярним обтуратором, поруч із яким диференціюється невеликий плацентарний обтуратор. Нуцелус грушоподібний (у широкій частині до 200 мкм), дещо вигнутий у мікропілярній зоні. В апікальній частині утворюється нуцелярний ковпачок, клітини якого майже ізодіаметричні (8—10 мкм) із ядрами, багатими хроматином. Після запліднення клітини ковпачка зберігаються тривалий час і, імовірно, на початкових стадіях розвитку зародка виконують гаусторіальну функцію.

У базальній зоні нуцелуса диференціюється подіум і постамент. Зовнішні й внутрішні периклінальні стінки клітин (30—35 мкм) епідерміса середньої частини нуцелуса покриті товстою кутикулою. До запліднення вони крупніші, ніж клітини халазальної зони (10—15 мкм), які після запліднення сильно витягуються, вакуолізуються й покриваються калозою (флуоресцюють з аніліновим синім). Клітини базальної ділянки нуцелуса дерев'яніють й інкрустуються компонентами М-лігніну. У рослин, інфікованих

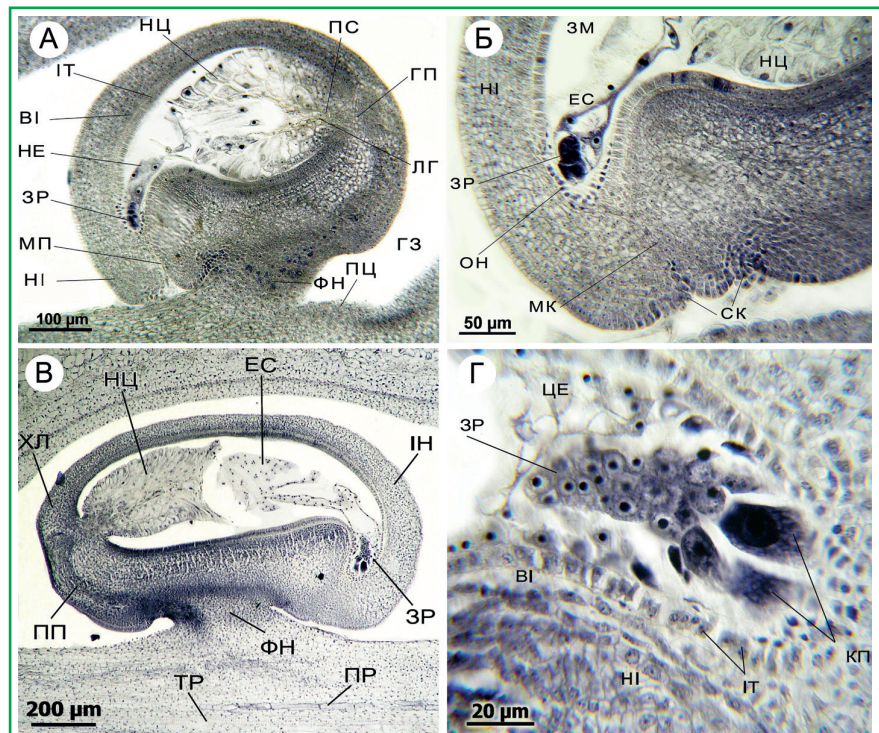


Рис. 2. Структура насінневого зачатка рослин квасолі звичайної (подовжній латеральній розрізі, фарбування гематоксиліном):

ЗІ — зовнішній інтегумент; ІТ — інтегументальний тапетум; ВІ — внутрішній інтегумент; НЦ — нуцелус; ЕС — ендосперм; ПЦ — плацента; ГЗ — гніздо зав'язі; ПП — провідний пучок; ТР — трахеїди; ФН — фунікулус; ХЛ — халаза; ПР — паренхіма; ЗМ — зародковий мішок; ЦЕ — ценоцитний (клітинний) ендосперм у мікропілярній зоні біля зародка, що формується; ЗР — зародок; ЗН — залишки нуцелуса; КП — клітини підвіска з поліплоїдними ядрами; СК — секреторні клітини

вірусами, процес відкладання на клітинних стінках біополімерів відбувається значно інтенсивніше, що підтверджено результатами люмінесцентної мікроскопії (рис. 3, б, в). Біля основи нуцелуса й внутрішнього інтегумента, на межі з халазою, формується гіпостаза.

Насінневий зачаток у рослин квасолі звичайної після запліднення стає кампілотропним насінням [12]. Найінтенсивніше розростаються тканини з боку рафе. На стадії формування глобулярного зародка на зовнішніх і внутрішніх периклінальних стінках клітин зовнішньої епідерми утворюються товсті шари кутикули. Особливо значні відкладання воскоподібних речовин (до 12 мкм на зовнішніх стінках і 4—6 мкм — на внутрішніх) проглядаються у фунікулярній зоні. Провідний пучок із плаценти через фунікулус підходить до масивної халази. Клітини проваскулярного пучка до моменту запліднення насінневого зачатка поступово диференціюються у трахеїди (діаметром 6—8 мкм) зі спіральними потовщеннями.

Нижче провідного пучка в ха-

лазальній частині нами виявлено систему багатоклітинних нечленистих молочників (довжина клітин — 60—70 мкм, ширина — 10—12 мкм). Наявність розвинутої васкулярної і секреторної системи у насінневих зачатків рослин квасолі звичайної забезпечує сприятливі умови для вільного й інтенсивного перенесення продуктів асиміляції із центрів їхнього синтезу в тканини халази. З причини відсутності спеціальних клітинних і гістохімічних бар'єрів, що перешкоджають поширенню вірусів, провідні елементи створюють оптимальні умови для їх дальнього транспорту й довготривалого перебування у тканинах насіння рослин квасолі звичайної.

Наявність у васкулярній системі генеративних органів вірусів індукує специфічні перетворення паренхіми (інкрустація оболонки клітин лігніном і відкладання калози), що прилягає до провідних тканин. Водночас інтенсивне відкладання конституційних речовин відбувалося в живих тканинах структурних елементів насінневих зачатків уздовж основних потоків транспорту жи-

вильних речовин, що визначає високу чутливість рослин до патогенів і окреслює найімовірніші шляхи проникнення вірусів у тканини зародка, насіння та плода.

Розвиток зародка у рослин квасолі звичайної проходить за Опград-типом. Підвісок зародка масивний і багатоклітинний, формується з базальної клітини. Ядра клітин підвіска поліплоїдні. На стадії проембріо ендосперм нуклеарний. Поступово в процесі формування глобулярного зародка ендосперм у мікропілярній зоні стає клітинним, тоді як з протилежного краю залишається ценоцитним. У халазальній частині утворюється ендоспермальний гаусторій. Клітини базальної частини нуцелуса поступово руйнуються.

Оскільки провідні пучки проходять по тканинах інтегументів, то не виключений транспорт вірусних частин в апікальну зону насіння, де знаходиться зародок. За умов формування насіння віруси здатні не тільки долати внутрішні бар'єри і тривалий час зберігатися в клітинах насіння, але й рухатися по васкулярній системі проростка й уражувати вегетативні органи ювенільних рослин. У тканинах перикарпію інфікованих рослин квасолі звичайної нами виявлено збільшення загальної кількості ідіобластів, які наповнені поліфенольними сполуками, що може бути однією із захисних неспецифічних реакцій рослинного організму на стресову дію чинників різної інтенсивності та тривалості.

Важливою діагностичною ознакою наявності в рослинах ВЖМК і ВТМ є утворення в клітинах особливих включень — нуклеопротейдних комплексів. Вірусні включення являють собою ізометричні кристали до 0,4—0,8 мкм у поперечнику й овальні зернисті тіла [2]. В структурі ядер і цитоплазми клітин зовнішнього епідерміса, а також середнього шару внутрішнього інтегумента насінневих зачатків інфікованих рослин квасолі звичайної методами люмінесцентної мікроскопії виявлено гексагональні (рис. 4, а), а також овальні зернисті вірусні включення (рис. 4, б).

Обробка тканин насінневого зачатка квасолі звичайної гарячою (90°C) ТХО кислотою спричиняє погашення люмінесценції нуклеїнових кислот у ядрах і ядерцях (рис. 5, в) й значно підсилює світіння білкових включень (рис. 5, а-б). В окремих клітинах інтегументів зернисті

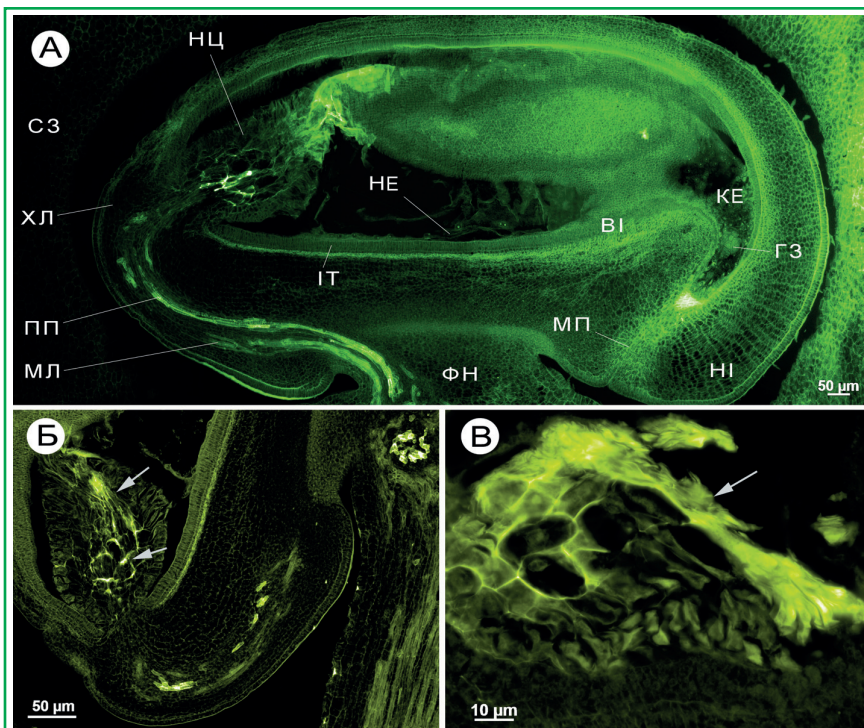


Рис. 3. Люмінесценція клітин і тканин насінневого зачатка рослин квасолі звичайної (поздовжній латеральний розріз):

СЗ — стінка зав'язі; ЗІ — зовнішній інтегумент; ВІ — внутрішній інтегумент; ІТ — інтегументальний тапетум; НЦ — нуцелус; ХЛ — халаза; ПП — провідний пучок; МЛ — молочники; ТР — трахеїди; ФН — фунікулус; МП — мікропіле; НЕ — нуклеарний ендосперм; ГЗ — глобулярний зародок. Фарбування корифосфіном (1 : 1000)



Рис. 4. Вірусні включення в клітинах глобулярного зародка насіння рослини квасолі звичайної:

а — формування гексагональних включень, які характерні для ВТМ; б — етапи формування зернистих включень і дифузних нуклеопротейдних комплексів, що характерні для ВЖМК (лінійка — 2 мкм)

включення ВЖМК утворюють невеликі агрегації розміром 2,8—3,0 мкм, які в ендотелії зустрічаються значно рідше (рис. 5, б). Окрім дифузних скупчень вірусних включень, у клітинах зовнішніх шарів внутрішнього інтегумента нами виявлено гексагональні кристалічні нуклеопротейди до 1,8—2,0 мкм, які характерні для ВТМ (рис. 5, а). У клітинах нуцелуса люмінесценції вірусних включень не зафіксовано (рис. 5, в). Найбільшу кількість клітин з вірусними включеннями нами визначено в зародку й суспензорі. До 20—27% клітин зародка містили дифузійні, а в 5—8% — гексагональні вірусні включення.

Нами експериментально підтверджено, що зернисті і кристалічні вірусні включення локалізовані переважно у ядрах клітин. У клітинах

нуцелуса апікальної зони насінневого зачатка рослин квасолі звичайної, що оточують зародок, визначено інтенсивну люмінесценцію протопласта без специфічних включень (рис. 5, а).

З даних щодо локалізації, загальної кількості і розподілу вірусних включень в покривах та щодо повної відсутності їх в клітинах нуцелуса можна припустити, що вірусні частинки здатні вільно переміщуватися по провідному пучку в халазальну частину насінневого зачатка рослин квасолі звичайної. Вони також здатні проникати в клітини зовнішнього й внутрішнього інтегумента, крім інтегументального тапетума, де вірусні включення зустрічаються рідко. Відсутність включень у провідній зоні мегаспорангії,

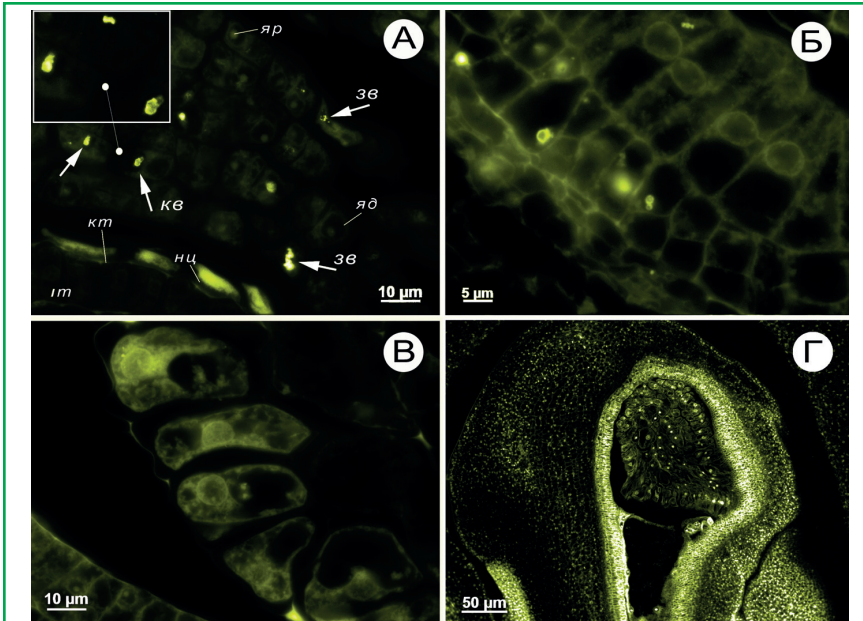


Рис. 5. Вірусні включення в тканинах насінневих зачатків і зародків рослин квасолі звичайної (фарбування акридиновим барвником оранжевим (1:10 000):

А — вірусні включення у зародку (стрілками показано: *кв* — гексагональні кристалічні (ВТМ) і *зв* — дифузні зернисті (ВЖМК) включення); *ит* — інтегументальний тапетум, *нц* — клітини нуцелуса, *кт* — кутикула, *яд* — ядро;
Б — вірусні включення у клітинах внутрішнього інтегумента; **В** — епідерміс нуцелуса; **Г** — люмінесценція насінневого зачатка без обробки ТХО

можливо, пов'язана з активними відкладеннями на клітинних стінках гіпостазі і подіуму лігніну й калози. Висока концентрація кристалічних і зернистих вірусних включень у клітинах зародка рослин квасолі звичайної свідчить про високу ймовірність його зараження інфікованим пилком. Водночас не виключено, що пилки також здатні одночасно переносити ВЖМК і ВТМ.

ВИСНОВКИ

1. ВЖМК і ВТМ здатні передаватися насінням і знижувати репродуктивний потенціал й функції інфікованих рослин квасолі звичайної, але за оптимальних умов розвитку культури віруси істотно не впливають на процеси запилення квіток, утворення повноцінних плодів та насіння.

2. Транспорт вірусів у насінневих зачатках рослин квасолі звичайної відбувається трьома шляхами: 1) дальнім — по розвинутій васкулярній системі із плаценти інфікованої рослини через фунікулус до халазальної зони, де їх подальша транслокація блокується відкладеннями біополімерів (лігніну й калози) у клітинах гіпостазі і подіуму; 2) коротко-дистантним — по симпласту із клітин у клітини; 3) у процесі само- або перехресного запилення квіток інфікованим вірусом пилком.

3. Характер і швидкість формування захисних реакцій рослин на їх ураження вірусами визначається за інтенсивністю синтезу калози, кутину, суберину й лігніну — сполук, що відповідають за регуляцію міжклітинного транспорту речовин у тканинах. Здатність лігніну й калози до флуоресценції дає можливість використовувати їх як маркери для діагностики стійкості рослин проти вірусних інфекцій, у тому числі змішаного типу.

ЛІТЕРАТУРА

1. Системное распространение флоэмно-ограниченного вируса в клетках паренхимы в условиях смешанной инфекции / Атабеков И.Г., Тальянский М.Э., Драмлян А.Х., Каплан И.Б., Турка И.Э. // Биологические науки. — 1984. — №10. — С. 28—31.
2. Гольдин М.И. Вирусные включения в растительной клетке и природа вирусов. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 204 с.
3. Каплан И.Б. Сборка вирионов и распространение в растении разных групп фитовирусов: автореф. дис. на соискание степени д-ра биол. наук: спец. 03.02.02. — Вирусология — М. — 2010. — 42 с.
4. Борьба с вирусными болезнями растений / Кеплер Х., Кляйнхемпель Х., Мергель К. и др. — М.: Агропромиздат, 1986 — 479 с.
5. Малиновский В.И. Механизмы устойчивости растений к вирусам. — Владивосток: Дальнаука, 2010. — 324 с.
6. Віруси і вірусні хвороби бобових культур в Україні / Московець С.М., Краєв В.Г., Порембська Н.Б. та інші. — К.: Наук. думка, 1971. — 150 с.

7. Мэтьюс Р. Вирусы растений. — М.: Мир, 1973. — 686 с.

8. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.

9. Пересыпкин В.Ф. Сельскохозяйственная фитопатология. — М.: Агропромиздат, 1989. — 480 с.

10. Сравнительная анатомия семян. — Т.4. — Двудольные. Dilleniidae / под ред. А.Л. Тахтаджяна. — СПб.: Наука, 1992. — С. 374—376.

11. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. — М.: Наука, 1979. — С. 40—65.

12. Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. — М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. — 350 с.

13. Шевченко Ж.П. Вірусні та мікоплазмові хвороби польових культур. — К.: Урожай, 1995 — 300 с.

14. Mysil M. Diagnostika virusov strukovin a datelinovin / Mysil M., Kvicala B.A., Leskova O. // Bratislava: VEDA vydavatelstvo Slovenskej akademie vied, 1981. — 180 s.

М.Д. Мельничук, И.А. Григорюк, А.Ф. Лиханов, С.В. Лыч, А.А. Ключащенко, П.Ю. Дрозд

Влияние вирусной инфекции на семязачаток фасоли

Исследованы строение, развитие и функции семязачатка фасоли обыкновенной в условиях системного заражения растений вирусами желтой мозаики фасоли и табачной мозаики, которые способны одновременно передаваться семенами. В цитоплазме и ядрах клеток развивающихся зародышей выявлены кристаллические гексагональные и диффузные зернистые вирусные включения. По особенностям строения васкулярной системы семязачатков и локализации вирусных включений в тканях зародышей показаны возможные пути транспорта вирусов.

фасоль обыкновенная, семязачаток, интегумент, нуцеллус, зародыш, кутикула, вирус табачной мозаики, вирус желтой мозаики фасоли, вирусные включения

M.D. Melnychuk, I.P. Hryhoryuk, A.F. Likhonov, S.V. Lych, A.A. Kliuvadenko, P.Yu. Drozd

Influence of viral infection on ovule kidney bean

It is investigated the structure, development and function of ovule kidney bean on the condition of systemic infection of plants by bean yellow mosaic and tobacco mosaic viruses, which at the same time could be transmitted by seeds. In the cytoplasm and cells' nucleus of developing corcules was revealed crystalline hexagonal and diffuse granular viral inclusions. According to the peculiarities of the structure of ovules vascular system and localization of viral inclusions in the tissues of corcules are shown possible ways for viruses transport.

kidney bean, ovule, integument, nucellus, corcule, cuticle, tobacco mosaic virus, bean yellow mosaic virus, viral inclusions