

півгодинному проміжку жовчоутворення за дії естроу частково знизилось, але перевищувало значення контрольної групи на 13,59%.

Найбільш потужне посилення холесекреції естроном було зареєстровано в четвертому та п'ятому півгодинних проміжках, що перевищувало контрольні величини на 33,03% ($p < 0,05$) та 40,73% ($p < 0,01$) відповідно. І як наслідок, за весь час експерименту сумарний об'єм секретованої жовчі у дослідній групі порівняно з контролем збільшився на 19,65% ($p < 0,05$). Також підкресливо, що у тварин, яким вводили естрон, не відмічено характерного для контролю зниження рівня жовчоутворення під кінець досліджу.

Отже, при дослідженні впливу естроу в дозі 8 мкг/100 г маси тіла тварин були виявлені різнопланові зміни в зовнішньосекреторній функції печінки самок щурів. Так, якщо в першу годину після внутрішньопортального введення гормону спостерігалось деяке поступове зростання холерезу у піддослідних тварин, то в другій половині досліджу дія препарату значно посилювалась і тривала до кінця експерименту. Така зміна в зовнішньосекреторній функції печінки, ймовірно, в певній мірі відбувається завдяки багаторівневій взаємодії цього гормону з клітинами печінки із залученням системного впливу (включаючи нейрогуморальні перебудови) на перебіг фізіологічних-біохімічних процесів в тканині даного органу. Таку багатоступеневу і пролонговану реакцію на навантаження організму піддослідних тварин стате-

вими гормонами реєстрували експериментатори і при дослідженні інших функцій та процесів [9, 10, 11].

Як заключення можна констатувати, що естрон в апробованій нами дозі активно впливає на відтворення зовнішньосекреторної функції печінки самок щурів.

1. Дедерер Ю.М., Крылова Н.Л., Устинов Г.Г. Желчнокаменная болезнь – М.: Медицина, 1983. – 173 с. 2. Сметник В.П., Тумилович Л.Г. Неоперативная гинекология: Рук-во для врачей. – М.: Медицинское информационное агенство, 1998. – 592 с. 3. Саратиков А.С., Скакун Н.П. Желчеобразование и желчегонные средства. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 1991. – 260 с. 4. Розен В.Б. Половые гормоны и их циторецепция в множественном контроле функций печени. Вестник АМН СССР. – 1983. – № 2. – С.80-86. 5. Щепотін І.Б. Сучасні уявлення про молекулярні механізми дії естрогенів // Клінічна ендокринологія та ендокринна хірургія. – 2007. – 4(21). 6. Игнатенко Л.Л. Определение свободных и связанных форм рецепторов эстрогенов в цитозоле печени крыс методом лигандного обмена при низкой температуре // Вопросы медицинской химии. Москва. – 1988. – Т.2. 7. Смирнова О.В. Идентификация эстрогенсвязывающих белков в печени человека. //Пробл. эндокринологии. – 1982. – Т.28, №6. – С.35-38. 8. Вишнякова Т.Г., Шныра А.А., Бочаров А.В. и др. Выявление прямого регуляторного действия эстрогенов на гепатоциты, оцениваемого по изменению уровня особого эстрогенсвязывающего белка в первичной структуре клеток // Биохимия. – 1989. – №4. – С. 694-701. 9. Бабичев В.Н. Рецепторные механизмы действия половых гормонов. Может ли рецептор работать без лиганда? // Проблемы эндокринологии. – 2006. – Т. 52, № 1. – С.32-38. 10. Ведерникова Н.Н., Майский А.И. Анализ критериев специфичности действия половых гормонов на печеночную ткань // Успехи современной биологии. – 1978. – Т.86, Вып.2. – С. 283-292. 11. Сергеев П.В., Минеева Е.Н. Молекулярные механизмы действия эстрадиола (концепции последних лет) // Вести. АМН СССР. – 1990. – № 6. – С. 58-62.

Надійшла до редколегії 03.09.09

УДК 578.85/86

Т. Компанець, канд. біол. наук, О. Постоєнко, канд. біол. наук, Н. Сенчугова, канд. біол. наук

ХАРАКТЕРИСТИКА ВІРУСІВ, ЯКІ УРАЖУЮТЬ ХРИЗАНТЕМУ

Розглянуто віруси та вірусні хвороби хризантем з огляду на сучасну класифікацію, прийняту Міжнародним комітетом з таксономії вірусів. Наведено короткі характеристики вірусів, віроїдів та фітоплазм, які зустрічаються на хризантемі.

Chrysanthemum viruses and viral diseases have been reviewed within the scope of the modern classification approved by the International Committee for Taxonomy of Viruses. Brief descriptions of chrysanthemum viruses, viroids and phytoplasmas are given.

Хризантема займає одне з провідних місць в світі серед квітково-декоративних культур. Рослини хризантеми цінують як в озелененні міст, так і в зрізанному вигляді. В умовах раціональної агротехніки вони відзначаються різноманітністю та різнобарвністю суцвіть, відносною стійкістю до бактеріальних та грибних хвороб. Проте, вегетативний спосіб розмноження, вирощування протягом декількох років сприяє розвитку і поширенню вірусних патогенів в культурі.

Вірусні хвороби викликають погіршення декоративних якостей квіток, який передбачає зниження врожаю на 40-70%, що в решті решт приводить до значних економічних збитків (Митрофанова, 1992). Інфекційні хвороби становлять особливу загрозу для великих колекцій багаторічних рослин, у тому числі для хризантеми, які в Україні підтримуються, переважно, у ботанічних садах, державних та приватних господарствах. Для того, щоб здійснювати надійний захист рослин необхідно досконально вивчити біологію збудників. Саме цій проблемі й присвячений наведений нижче огляд літератури.

Як свідчить аналіз літературних джерел, на хризантемі зустрічається ціла низка збудників вірусних захворювань (Van Regenmortel et al., 2000; Fauquet C.M., et al., 2005).

В-вірус хризантеми (Chrysanthemum В virus, carlavirus). Вперше вірус ідентифікований у 1952 році в Голландії Д. Нурдемом (Шпаар, Клайнхемпель, 1986; Коев, 1988). Вірусні частки довжиною 685 нм виявля-

ються в цитоплазмі у всіх частинах інфікованої рослини. Вірусні включення відсутні. На деяких сортах хризантеми спостерігаються ознаки хвороби як на листках, так і суцвіттах, на інших – лише на листках або виключно на суцвіттах. Деякі сорти цієї культури можуть бути прихованими носіями вірусу. Ознаки хвороби на різних сортах неоднакові і можуть мати вигляд мозаїчного та кільчастого візерунків, некротичних плям на листках, спотвореність листків, а також змін забарвлення суцвіть (Fauquet C.M., et al., 2005).

Вірус передається попелицями, механічно як інкуляцією соком так і щепленням, не передається насінням і контактом між рослинами. Вірус поширений скрізь, де вирощується хризантема. Крім хризантеми, вірус може вражувати й інші рослини родини Айстрових. Інколи на рослинах хризантем В-вірус виявляється в комбінації з іншими вірусами, посилюючи їхню шкодоцинність (Шпаар, Клайнхемпель, 1986; Коев, 1988). На хризантемі відомо три штами цього вірусу, які диференціюються за симптомами, що викликаються ними на петунії (*Petunia hybrida*).

Вірус плямистого в'янення томатів (tomato spotted wilt virus, tospovirus). Це сферичний вірус до складу якого входить два – чотири віріони, оточені спільним суперкапсидом. При морфологічних дослідженнях віріони знаходять у всіх частинах цитоплазми, вакуолях, і, можливо, на цистернах ендоплазматичного ретикулюму (Van Regenmortel et al., 2000). У молодих рослин вірус

викликає зміни на листках у вигляді блідих хлоротичних ділянок, або кільцевих та лінійних візерунків. При подальшому розвитку хвороби може з'являтися "бронзовість" листків. Іноді спостерігаються некрози на листках та стеблах, хворі рослини відзначаються карликовістю, а при інтенсивному розвитку хвороби – гинуть. Час від часу хвороба може розвиватись без симптомів. Вірус передається механічно соком та трипсами (Коев, 1988; Van Regenmortel et al., 2000).

Вірус аспермії томатів (tomato aspermy virus, tospovirus) поширений у всіх зонах вирощування хризантеми. Слід зазначити, що вірус має дуже широке коло хазяїв. Рослина хризантеми, уражені цим вірусом, зовсім не придатна для реалізації, оскільки квіти повністю втрачають декоративну привабливість. Симптоми вірусного ураження проявляються у вигляді з'єднання в трубочки та скручування пелюсток, деформації суцвіть, позеленіння центральних квіток. Суцвіття дрібнішають, а кількість квіток в них різко зменшується. На листках симптоми майже не проявляються, але у деяких сортів спостерігається білий лінійний візерунок, дифузні хлоротичні кільця та плями. Інтенсивність прояву симптомів зростає під час цвітіння рослини (Коев, 1988). Віріони знаходять в цитоплазмі і клітинних вакуолях. При морфологічних дослідженнях уражених клітин спостерігають включення у вигляді кристалів (Van Regenmortel et al., 2000). Вірус передається попелицями, насінням та інокуляцією соку, не передається через контакт між рослинами. В рослинах вірус аспермії томатів часто зустрічається разом з В-вірусом хризантем (Власов, 1992; Gutierrez, 1996).

Окремі види хризантем є природними хазяями вірусів. Так, на рослинах *Ch. leucanthemum* у 1922 році було ідентифіковано вірус жовтої карликовості картоплі (Potato yellow dwarf virus, nucleorhabdovirus). Вірус відноситься до нуклеофіторабдовірусів і може викликати на рослинах симптоми посвітління жилок, затримку росту, мозаїку, локальні хлоротичні ушкодження, деформацію листків тому що інфекція поширюється досить швидко і може закінчуватися загибеллю рослин. При морфологічних дослідженнях в цитоплазмі клітин знаходили вірусні включення, причому не тільки в мезофілі та флоемі листків, але й у коренях. Крім хризантеми *Ch. Leucanthemum*, вірус може інфікувати рослини ще з 9 родин. Вірус жовтої карликовості картоплі від рослини до рослини передається персистентно цикадками та попелицями, а в лабораторних умовах – механічно; насінням вірус не передається. Вірус поширений у Північній Америці та Канаді (Hsu, 1983).

На рослинах хризантеми *Ch. morifolium* було ідентифіковано вірус карликового поникнення вівса (Oat blue dwarf virus, marafivirus). Перше повідомлення про цей вірус на хризантемі датується 1971 р. (Навалинське, Самунайтене, 1996). Інфіковані рослини мають карликовий вигляд, листки таких рослин стають жорсткими. Вірус карликового поникнення вівса на хризантемі викликає стерильність плодів. Характерною ознакою цього захворювання є вирости по лінії листкової жилки та зміна кольору всієї рослини. Вірусні частки виявляються в листках, коренях, меристемі та флоемі; вони локалізовані у цитоплазмі. В уражених рослинах спостерігається утворення мембранних, кристалічних включень (в цитоплазмі) та віроплазм. Вірус передається за допомогою комах. Не передається механічною інокуляцією соку, контактом інфікованих рослин, насінням та пилком. Вірус зустрічається в Канаді, Фінляндії, Швеції та США (Fauquet C.M., et al., 2005).

У 1986 році з'явилося повідомлення про виявлення на хризантемі *Ch. segetum* вірусу зональної крапчастості пеларгонії (Pelargonium zonate spot virus, ourmiavirus). Вірус на рослинах хризантеми викликає жовту крапчастість, проте візуальні симптоми швидко зникають. Віріони розмірами 35x25 нм мають бацилоподібну форму, можуть знаходитися як у цитоплазмі, так і в ядрі та ядерці клітин мезофілу, епідермісу та флоєми. Крім цього, при вірусній інфекції у клітинах відмічалось пошкодження хлоропластів і везикул (Vovlas та ін., 1986). Вірус передається механічною інокуляцією соку, при щепленні, через насіння та пилком. Вірус поширений переважно в Італії.

Останнім часом в літературі з'явилися повідомлення про знаходження ще ряду вірусів на хризантемі. Це – помірний вірус корончастої хризантеми – *Ch. coronarium*. Перше повідомлення про нього (Garland chrysanthemum temperate virus, alphacryptovirus) в Японії датується 1983 роком (Natsuaki et al., 1983). Віріони мають ізометричну форму. Захворювання на рослинах має безсимптомний характер. Вірус передається насінням і не передається механічною інокуляцією соку (Natsuaki та ін., 1983).

У 1994 році на хризантемі виду *Ch. frutescens* був описаний вірус крапчастості хризантеми (chrysanthemum spot virus, potyvirus). Хвороба поширена в Італії (Bertaccini, 1994).

Крім вище наведених, на рослинах хризантеми виду *Ch. morifolium*, було виявлено вірус огіркової мозаїки (cucumber mosaic virus, cucumovirus). Симптоми ураження досить різноманітні, найчастіше спостерігається мозаїчне забарвлення листків, кільцева плямистість, некротичні плями та кільця на них. У сортів із червоними, "бронзовими" і коричневими квітками відзначається часткова або повна зміна забарвлення в жовто-червоно-фіолетовий, світлорозовий або яскравочервоний колір. Уражені квітки стають плямистими, або зовсім біліють. У жовтих сортів зміна забарвлення квітів відбувається рідко, а у білих майже зовсім не спостерігається. Суцвіття стають більш дрібними, ніж у здорових рослин. За симптомами ця хвороба подібна до аспермії, але проявляється слабкіше. Вірус передається механічною інокуляцією соку, насінням і за допомогою комах, в тому числі й попелицями неперсистентно. В цитоплазмі інфікованих клітин цей вірус формує включення у вигляді кристалів ромбовидної, гексагональної або сферичної форми, інколи з'являються цілі порожні структури, що містять у собі віріони (Van Regenmortel et al., 2000).

У Молдові було виявлено хворобу білої плямистості квітів хризантем, яка викликається Х-вірусом картоплі (Potato virus X, potexvirus). У сортів хризантеми із суцвіттями які забарвлені у фіолетовий колір, цей вірус призводить до виникнення білих плям на пелюстках. В деяких випадках на листках спостерігається хлороз, крапчастість та деформація листових пластинок. Вірус легко передається механічно та через контакти між хворими та здоровими рослинами (Коев, 1988).

Вірус розеточності хризантем (Chrysanthemum rosette virus) викликає жовту облямівку жилок листка, чітко виражену кучерявість, укорочення листових черешків та квітконосів; рослина набуває розетковидну форму. У деяких сортів укорочуються і згортаються пелюстки квіток, центральні суцвіття зменшуються і набувають зеленого кольору, з'являються маленькі та недорозвинені квітки. Деякі сорти можуть бути безсимптомними носіями вірусу. Інфекція передається при живцюванні

або через інфікований сік (Шпаар, Клайнхемпель, 1986; Коев, 1988; Van Regenmortel et al., 2000).

Поряд із вірусами, на хризантемі сибірській (*Dendranthema grandiflorum* або *Chrysanthemum arcticum*) знайдено два віроїди – хлоротичної крапчастості (*Chrysanthemum chlorotic mottle pelamoviroid*, родина *Avsunviroidae*) та карликовості (*Chrysanthemum stunt pospiviroid*, родина *Pospiviroidae*). Віроїд карликовості вперше був виявлений у 1945 році у США. Розмір РНК віроїду складає 354 – 356 нуклеотидів. Інфекція передається механічно і за вегетативного розмноження рослин. Віроїд викликає затримку росту (карликовість) рослини. Віроїд хлоротичної плямистості, описаний в Японії, має 398–399 нуклеотидів; викликає на рослині жовту плямистість листків і локальні некрози. Інфекція передається за допомогою попелиць і кліщів (Dufour et al., 2009).

Хризантема також уражується мікоплазмою жовтяниці айстри (*Aster yellows*). Хворі рослини можуть мати надмірний ріст живців, їхні листки жовті, більш витончені, жилки безбарвні; спостерігається вкорочення пагонів, насіння формується, але є стерильним. Крім хризантеми мікоплазма інфікує рослини 40 родин. Інфекція передається цикадками, збудник розмножується і зберігається в тілі комах до 100 днів. Ознаки захворювання на рослині проявляються через 10–40 днів після інфікування. Особливо загрозливим для поширення інфекції є суха погода, коли цикадки мігрують з бур'янів на зрошувальні ділянки. Досить часто цикадки передають інфекцію на здорові рослини інших родин (O'Mara, 1993).

Таким чином, можна зробити висновок, що рослини хризантеми чутливі до багатьох вірусів, здатних погіршувати зовнішній вигляд суцвіть та знижувати комерційну цінність цієї культури. Проте, донині найбільш шкочинним залишається В вірус хризантеми.

1. Митрофанова О.В. Вирусные болезни промышленных цветочных культур и биотехнологические приемы их оздоровления: Дис... д-ра биол. РАСХН. – СПб., – 1992. – 72 с. 2. Van Regenmortel, M.H.V., Fauquet, C.M., Bishop, D.H.L., Carstens, E.B., Estes, M.K., Lemon, S.W., Menloff, J., Mayo, M.A., Mc Geoch, D.J., Pringle, C.R., Wickener, R.B. Virus Taxonomy – Seventh Report of the International Committee on Taxonomic of Viruses. Academic Press. 2000. – 1024 p. 3. Борьба с вирусными болезнями растений / Под ред. Шпаар Д., Клайнхемпель Х. – М.: Агропромиздат, 1986. – 480 с. 4. Коев Г.В. и др. Болезни и вредители хризантем. Методы диагностики и меры борьбы. – Кишинев: Штиинца, 1988. – 59 с. 5. Власов Ю.И. Вирусные и микоплазменные болезни растений. – М.: Агропромиздат, 1992 – 232 с. 6. Hsu T.P. Dual Transmission of the Aster Yellows Mycoplasma-like Organism and the oat blue Dwarf Virus and its effect on Longevity and Fecundity of the Aster Leafhopper Vector // Phytopathology. – 1983. – Vol.69, №8. – P. 843-845. 7. Gutierrez H., Gaona H., Mir I., Gardenas M. Elimination of tomato aspermy virus from chrysanthemum by shoot tip culture and chemotherapy // Abstr. Word Cong. In vitro Cell. Dev. Biol. Anim. San Francisco, Calif., June 22-27. – 1996 – P. 341-342. 8. Nagata T., De Avila A.C // Transmission of chrysanthemum stem necrosis virus, a recently discovered tospovirus, by two thrips species. // J. Phytopathol. – 2000. – 148, № 2. – С. 123 – 125. 9. Навалинскене М., Самунайтене М. Вирусные болезни цветочных растений. Результаты идентификации вирусов, поражающих хризантемы // Biologija. – 1996. – №4. – С. 66-74. 10. Bertaccini A., Bellardi M., Marani F. Descriptions and List of Chrysanthemum spot virus in Chrysanthemum frutenscens // Plant Disease. – 1994. – №7. – P.377-381. 11. Vovlas C. Purification and characterization of Pelargonium zonate spot virus // Plant Disease. – 1986. – Vol.76, № 8. – 905-909. 12. Dufour D., Pena M., Gago S., Flores R., Gallego J. Structure-function analysis of the ribozymes of chrysanthemum chlorotic mottle viroid: a loop-loop interaction motif conserved in most natural hammerheads // J.Nucleic Acids Res. – 2009. – 37(2) – P. 65 – 71. 13. O'Mara J., Bauernfeind R., Stevens A., Gast K.L.B., Stevens S. Aster yellows // Commercial Specialty Cut Flower Production; Cooperative Extension Service, Manhattan, Kansas – 1993. – №10. – 6 p.

Надійшла до редколегії 03.09.09

УДК 612.821.83; 612.821

Т. Куценко, канд. біол. наук, доц.

ПРОЯВ МІЖПІВКУЛЬНОЇ АСИМЕТРІЇ ПРИ ПОВТОРНОМУ ПРОХОДЖЕННІ ПРЯМОГО І ЗВОРОТНОГО ТЕСТІВ СТРУПА

При повторному проходженні тесту Струпа функціональна асиметрія проявляється переважно при реагуванні на конгруентні подразники (співпадіння семантичного значення і кольору слова). За латентними періодами реакцій ефект Струпа краще проявляється при проходженні зворотного тесту Струпа (релевантний стимул – слово), а за кількістю помилок – при проходженні прямого тесту Струпа (релевантний стимул – колір). При повторних проходженнях тесту Струпа зростає функціональна асиметрія, а також зменшується прояв ефекту Струпа. Зміна типу релевантного подразника для кожної руки із слова на колір викликає більше функціональне напруження, ніж зміна однотипного подразника (слова на слово або кольору на колір).

At successive performance of Stroop tests functional asymmetry appeared mostly in reaction on congruent stimuli (coincidence of semantic meaning and color of word). By the reaction time Stroop effect is more prominent under performance of reversed Stroop test (relevant stimulus – a word), and by the errors quantity – under performance of Stroop test (relevant stimulus – color). At successive performance of Stroop tests functional asymmetry increase, while Stroop effect decrease. Changing of the type of relevant stimulus for each hand from word to color evoke stronger functional tension, than changing of the same stimulus (word by a word or color by a color).

Вступ. Ефект Струпа (за ім'ям автора) [9] полягає у тому, що обстежуваному подається слово, яке означає певний колір, написане або відповідним кольором – конгруентне (напр., "червоне" червоним), або білим кольором (нейтральне), або невідповідним кольором – неконгруентне ("червоне" зеленим). При співпадінні семантичного значення і кольору реакції здійснюються найшвидше, при неспівпадінні – найповільніше, при реагуванні на нейтральні подразники латентний період реакції (ЛП) займає проміжне значення. Ефект Струпа оцінюють також за кількістю помилок, яка у випадку неспівпадіння є найбільшою. При прямому тесті Струпа обстежуваний має реагувати на колір, яким написане

слово, нехтуючи його семантичним значенням, при зворотному тесті Струпа (який використовують рідше) релевантним є значення слова, а колір має ігноруватись [5]. У всіх відомих випадках дослідження ефекту Струпа для відповідей використовувалась одна (домінантна) рука, або відповіді давались вголос. В даному дослідженні обстежувані дають відповідь обома руками. Дослідження міжпівкульної асиметрії зачіпає питання метаконтролю виконання завдання з боку тієї чи іншої півкулі та їх узгодженої роботи. У попередніх публікаціях ми показали відмінності відповідей обстежуваних двома руками і кожною рукою окремо і виявили, що одна рука не пригнічує роботу іншої, як це показано в