

певних процесів, пов'язаних із семантичним аналізом зорової інформації вже на ранніх етапах її обробки.

Висновки. При короткочасній експозиції зорових стимулів існує різниця у параметрах викликаних потенціалів при пред'явленні зображень із семантичним змістом та без нього. Викликані потенціали у відповідь на зображення із семантичним змістом характеризуються зменшеною амплітудою коливання N1 (86 мс) та збільшеною амплітудою комплексу P2-N2-P3 (110–200 мс). Отримані результати вказують на існування певних процесів, пов'язаних із семантичним аналізом зорової інформації вже на ранніх етапах її обробки.

1. Lang P. J., Bradley M. M., Cuthbert B. N. International affective picture system (IAPS): Affective ratings of pictures and instruction manual // Technical Report A-6. University of Florida, Gainesville, FL. 2005. 2. Lee T.W., Girolami M., Bell A. J., Sejnowski T. J. A Unifying Information-Theoretic Framework for Independent Component Analysis // Computers & mathematics

with application – 2000. – V. 39. 3. Сепреєв В. Г., Кожемякин В.Н. Использование технологии independent component analysis (ICA) в исследовании вызванных потенциалов (ВП) мозга // Материалы международной конференции "Клинические нейронауки: нейрофизиология, неврология, нейрохирургия, нейрохимия и нейрофармакология" (Ялта-Гурзуф, 2006) – 2006. 4. Picton T. W., Bentin S., Berg P. et al. Guidelines for using human event-related potentials to study cognition: Recording standards and publication criteria // Psychophysiology – 2000 – V. 37. 5. Гнездицкий В. В. Обратная задача ЭЭГ и клиническая электроэнцефалография. – Таранпур, 2000. 6. Rosenkrantz B., Olofsson J., Polich J. Affective visual event-related potentials: Arousal, valence, and repetition effects for normal and distorted pictures // Int. J. Psychophysiol. – 2008 – V. 67. 7. Чернінський А., Собіщанський С., Крижановський С., Піскорська Н. Електрофізіологічні кореляти процесів семантичного аналізу людиною зорових стимулів // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. – 2009. 8. Чернінський А.О., Собіщанський С.О., Крижановський С.А., Зима І.Г. Електрофізіологічні кореляти процесів семантичного аналізу людиною зорових стимулів // Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі і патології: Тези доп. IV Міжнар. наук. конф., присв. 90-річчю від дня народження П.Г.Богача, Україна, Київ, 8-10 жовтня 2008 р. – 2008.

Надійшла до редколегії 01.10.09

УДК 578.85/86

Н. Сенчугова, канд. біол. наук, О. Постоєнко, канд. біол. наук,
В. Поліщук, д-р біол. наук

ВІРУСИ ЦУКРОВОГО БУРЯКА, ЯКІ ПОШИРЮЮТЬСЯ ЗА ДОПОМОГОЮ ГРИБОПОДІБНИХ ОРГАНІЗМІВ

Розглянуто ряд вірусів цукрового буряка, які останнім часом почали діагностуватися в Україні, що передаються за допомогою ґрунтових грибоподібних організмів.

Several sugar beet viruses transmitted by soil fungi-like organisms that have started to be detected recently in Ukraine were discussed.

Останнім часом на цукрових буряках почали з'являтися нові для України віруси, зокрема такі, що передаються через ґрунт, а саме, некротичного пожовтіння жилки буряка або ризоманія (*Beet necrotic yellow vein benyvirus*), ґрунтової мозаїки (*Beet soil-borne mosaic, benyvirus*), ґрунтовий та Q- вірус буряка (*Beet soil-borne virus; Q Beet virus, potyvirus*). Вірус некротичного пожовтіння цукрового буряка, котрий наприкінці минулого сторіччя поширився у всіх бурякосіючих регіонах світу, все ще залишається загрозою для сусідніх з Україною європейських країн. Розширення економічних і туристичних зв'язків між нашою державою і сусідніми європейськими країнами, збільшення транспортних потоків суттєво підвищують ризики розповсюдження збудників подібних захворювань (Fauquet et al., 2005). Збитки, які спричиняють віруси загалом, залежать від ряду факторів, серед яких особливе місце посідають переносники.

Епідеміологічною особливістю поширення захворювань є можливість передачі вірусів декількома переносниками. Для групи вірусів, яка розглядається нижче, головними є слизовики, які відносяться до відділу Plasmodiophoromycota класу Plasmodiophoromycetes та порядку Plasmodiophorales. Відповідно до дев'ятого видання "Словника грибів" плазмодіофорові слизовики віднесені до групи грибоподібних організмів (Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi, 2001). Ці слизовики – внутрішньоклітинні паразити вищих рослин, найбільш важливими серед яких, у практичному відношенні, є рід *Plasmodiophora* Woronin, із добре дослідженим видом *P. brassicae* Woronin, а також такі види, як *Polymyxa betae* Keskin та *Spongospora solani* Brunch. Переносник ризоманії слизовик *P. betae* характеризується складним життєвим циклом розвитку, використовуючи для зберігання спор уражені клітини рослин хазяїв. Паразит уражує кореневу систему рослини, в результаті чого остання розвивається погано. Після загибелі рослин спори потрапляють в ґрунт, де можуть зберігатися протягом багатьох років. Інший вектор ґрунтових вірусів – представники групи справжніх грибів, зокрема рід *Oidium* (A. Braun) J. Schröt. з порядку Chytridiales

відділу Chytridiomycota (Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi, 2001). Таким чином, векторами для групи вірусів, яка буде розглянута нижче, є ґрунтові грибоподібні організми та гриби.

Вірус некротичного пожовтіння жилки буряка (*Beet necrotic yellow vein virus*), який є об'єктом багатьох досліджень та одним із "ґрунтових" вірусів, що уражують цукровий буряк (*Beta vulgaris*, var. *Per* L.), спочатку мав назву вірус ризоманії буряка (*Beet rhizomania virus*). Перші дослідження, які були проведені в Японії, вказували на те, що головним патогеном ризоманії цукрового буряка є асоціація вірусу із слизовиком *Polymixa betae*, який виконує роль вектора для останнього. Дослідники Фуджисава і Сугімото показали, що інфікований цим вірусом цукровий буряк, який був вільним від слизовика (*P. betae*), має ті самі симптоми та потерпає від тих же пошкоджень, як і рослини, вирощені в ґрунті, що "уражений" ризоманією (Fujisawa and Sugimoto, 1976). Вірус викликає аномальну проліферацію корінців і призводить до великих економічних втрат, оскільки після перенесення цієї інфекції плантації не можуть бути використані під культуру цукрового буряка протягом 10 років після (Winner, 1984; Duffus, 1986).

Паличкоподібний вірус був ізолюваний із листків цукрового буряка з симптомами некротичного пожовтіння жилки – одного з найбільш характерних симптомів цієї хвороби (Tamada, Baba and Abe, 1971). Під час розвитку інфекції у деяких рослин головний корінь та декілька бічних корінців гинуть, що може призводити до ранньої загибелі всієї рослини. І саме ця ознака дає можливість для різноманітних спекуляцій щодо поширення цієї хвороби, зокрема в Україні. Подібні симптоми можуть бути викликані цілим рядом факторів, серед яких, наприклад, надмірна вологість або посуха. Тому, ряд областей України, зокрема західні, вважаються зоною ризикованого бурякосіяння, і саме в цих зонах зустрічаються коренеплоди з подібними симптомами. Хоча географічно вірус має широке розповсюдження, його ізоляти із США та п'яти європейських країн є серологічно спорідненими (Fauquet et al., 2005).

© Сенчугова Н., Постоєнко О., Поліщук В., 2010

Віріони вірусу некротичного пожовтіння жилок мають чотири характерних класи довжини, які визначені за допомогою електронної мікроскопії (для мінімізації агрегації часточок та їх руйнування) з необробленого соку інфікованих листків. Тамада (1975) для японського ізоляту описав три класи паличкоподібних вірусних часток за довжиною від 65 до 105; 270 та 390 нм (Tamada, 1975). Трохи різніше Путс для французьких штамів показав чотири таких класи (85, 100, 265 та 390 нм) (Putz, 1977). З огляду на те, що спочатку цей вірус був віднесений до роду Тобамовірусів, його детальна ультраструктура, яка була визначена з використанням електронної, оптичної дифракційної мікроскопії та комп'ютерного аналізу зображення, порівнювалась з такою вірусу тютюнової мозаїки. Паличкоподібні вірусні частки усіх класів довжини мають ширину приблизно 20 нм з центральним каналом діаметром – 2 нм. За зовнішнім виглядом між ними немає видимих структурних відмінностей, окрім відмінностей за довжиною. Спіральний тип симетрії був підтверджений дифракційним аналізом, незалежно від довжини часток (Fauquet et al., 2005).

Вірус некротичного пожовтіння буряка має вузьке коло рослин хазяїв. Майже всі вони відносяться до родини Лободових (*Chenopodiaceae*), і тільки деякі види – до родин Амарантових, Гвоздичних і Пасльонових (*Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Caryophyllaceae*, *Solanaceae*), більшість з яких є хазяями також і для слизовика *P. betae*.

Серологічну відмінність між ізолятами вірусу встановити досить важко. Між тим, завдяки застосуванню полімеразно ланцюгової реакції (ПЛР) більшість ізолятів було розподілено на дві групи – А- і Б-типу (Koenig et al., 1995). Обидві групи мають до 97% подібностей структури геному, але різняться між собою за структурою генів білка та рівнем патогенності. Якщо віруси А-типу поширені у більшості країн Європи, в Америці, Японії і Китаї, то В-тип – переважно у Німеччині, Франції, Швеції і Японії.

При цитологічному дослідженні листків і коренів уражених рослин буряка вірус виявляють у ендодермі, епідермі, паренхімі і цитоплазмі у вигляді окремих часток або дрібних скупчень разом з окремими частками. Однак, не виявлено ні утворення великих агрегатів, ні специфічних тілець-включень; вірус не пов'язаний із органелами клітин, але є повідомлення про виявлення вірусу у ендоплазматичному ретикулюмі. Останні дані свідчать, що під час інфекції, частки вірусу некротичного пожовтіння буряка тимчасово локалізуються на цитозольній поверхні мітохондрій.

Симптоми, які викликає вірус некротичного пожовтіння буряка на рослинах у полі, легко сплутати з іншими, які можуть бути обумовленими нематодами, комахами-шкідниками або в наслідок загальної збідненості ґрунтів. Наприклад, схожі симптоми викликає нітратне голодування. Симптоми знебарвлення центральної жилки можуть бути викликані грибами роду *Fusarium* Link (Fauquet et al., 2005). Отже, для встановлення природи захворювання необхідно проводити більш детальні вірусологічні дослідження.

За способом передачі (слизовиком), колом рослин-хазяїв, морфологією часток і організацією геному, вірус некротичного пожовтіння жилок буряка дуже подібний до вірусу ґрунтової мозаїки буряка (*Beet soil-borne mosaic virus*), проте, серологічно вони відмінні. Останній менш вірулентний і зустрічається тільки у США (Wisler et al., 1994; Rush et al., 1994; Rush and Heidel, 1995; Heidel et al., 1997; Appl 2003). Симптоми вірусу ґрунтової мозаїки буряка проявляються у вигляді крихкості, викривлення і плямистості на листках, а також пожов-

тіння центральної жилки. За посиланнями деяких авторів, на одному полі можна виявити обидва віруси: як некротичного пожовтіння, так і ґрунтової мозаїки. Крім того, вони гарантовано виявляються на полях так званої "ризоманійної" території. Вірус можна виявити за допомогою імуноферментного аналізу (ELISA) та ПЛР, яким надається перевага, тому що біологічні методи ідентифікації з використанням механічної інокуляції не є надійними. Важливість симптомів хвороби, як діагностичної ознаки, на рослинах буряка та можливість їхнього використання для швидкої діагностики занадто перебільшені (Fauquet et al., 2005).

Як було зазначено вище, за допомогою слизовиків поширюється також ґрунтовий вірус буряка (*Beet soil-borne virus* (BSBV) та Q вірус буряка (*Beet virus Q*, BVQ). Обидва віруси мають багато спільного, проте між ними є суттєві відмінності, тому їх віднесено до різних родів. Серед основних відмінностей – наявність трьох частин геному і можливість передачі як слизовиком *Polymyxa*, так і *Spongospora*. Крім того, вірус може передаватися з інфекційним соком на 26 видів рослин з родини Пасльонових або Лободових, а також і на шпинат (*Tetragonia expansa*), на рослини з інших родин інфекція не передається. Вірус має сегментований +РНК геном, при цитологічному дослідженні у гомогенаті рослинної тканини вірус має вигляд крихких трубчастих структур. Має вузьке коло рослин-хазяїв. Поширений у південній Америці та Північно-Західній Європі (Fauquet et al., 2005). Вірус добре виявляється за допомогою методу імуноної електронної мікроскопії (моно- та поліклональні антитіла) та сандвіч – ELISA. Морфологічно ґрунтовий вірус подібний до вище описаних, має жорстку паличкоподібну форму із чітким внутрішнім каналом, не має зовнішньої оболонки. Зазвичай зустрічаються дві довжини часток: 100 – 150 нм і 250 – 300 нм, діаметр каналу становить приблизно 20 нм, спіральний тип симетрії, поверхня капсомера має білкове покриття, крок спіралі – 2,5 нм. Ґрунтовий вірус буряка, на відміну від вірусу некротичного пожовтіння, не викликає симптомів "бородатості" у інфікованих рослин цукрового буряка. Щодо ареалу поширення вірусу, наразі питання дискутується, зустрічалися поодинокі повідомлення про виявлення штамів цього вірусу в Німеччині та США (Fauquet et al., 2005).

Що стосується останнього ґрунтового вірусу – Q-вірусу буряка (*Beet virus Q*, BVQ), то його детальної характеристики до цього часу не існує. Організація геному подібна до інших вірусів, які належать до роду Помовірус. В останні роки він все частіше виявляється у різних країнах світу, в тому числі і в Україні (Koenig et al., 1998; Сенчугова, Постоєнко, Беднов, Дерябін, 2007).

Можливість поширення за допомогою слизовика *Polymyxa betae* ще одного вірусу буряка – деформуючої мозаїки (*Beet distortion mosaic virus*) є спірною. Вперше його було ізольовано в 1987 році у США (Liu et al., 1987). На посівах буряка патогенна дія вірусу проявляється у вигляді спотворення та хлорозу листків. Доведена можливість механічної інокуляції рослин-індикаторів родини *Chenopodiaceae*, зокрема, буряка звичайного. За морфологією вірус ниткоподібний, має довжину 200 – 2400 нм і ширину 12 нм. Немає повідомлень про серологічну спорідненість цього вірусу до інших. Вірус поки що не класифіковано (Fauquet et al., 2005).

Підсумовуючи огляд сучасної літератури щодо вірусів, які передаються опосередковано через ґрунт слід зазначити, що більшість з них передається за допомогою грибоподібних організмів, які належать до відділу Плазмодіофорових слизовиків (*Plasmodiophoromycota*) і являються паразитами вищих рослин, що й обумовлює

їх негативний вплив на врожай буряка. А самі віруси за фізикохімічними, біологічними і серологічними властивостями за даними останнього повідомленнями Комітету з таксономії було рекласифіковано до двох родин – *Virgaviridae* (*Beet soil-borne virus* і *Beet virus Q*) і *Unallocated ssRNA+ viruses* (*Beet necrotic yellow vein virus* і *Beet soil-borne mosaic*).

1. Virus Taxonomy: Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. // Fauquet C.M., Mayo M.A., Maniloff J., Desselberger U., Ball L.A. Elsevier Academic Press. New York, 2005. – 1276p. 2. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 9th ed. By P.M. Kirk, P.F. Cannon, J.C. David and J.A. Stalpers. – Egham: CAB International, 2001. – 655p. 3. Fujisawa, I. & Sugimoto, T. Transmission of beet necrotic yellow vein virus by *Polymyxa betae*. // An. Phytopath. Soc. of Japan – 1976, – 43 – P. 583–586. 4. Duffus J.L., Liu H.Y. First report of rhizomania of sugar beet from Texas. // Plant. Dis. – 1987, 71. – P.557. 5. Abe, H, Saito, M, Tamada, T (1991) "A simple rapid method for detecting sugar beet necrotic yellow vein virus from soil (in Japanese). // Proc Jpn Soc Sugar Beet Technol – 1991. – 33, P.68–75. 6. Kiguchi, T., Saito, M., Tamada, T. Nucleotide sequence analysis of

RNA-5 of five isolates of beet necrotic yellow vein virus and the identity of a deletion mutant // J. Gen. Virology – 1996. – 77, – P.575–580. 7. Tamada, T., Beet Necrotic Yellow Vein Virus. C.M.I./A.A.B. – 1975. Description of plant viruses, – 144p. 8. Putz C. Composition and structure of beet necrotic yellow vein virus // J.Gen.Virol. – 1977, – 35. – P.397 – 401. 9. Koenig, R., Luddecke, P., Haeberle, A.M. Detection of beet necrotic yellow vein virus strains, variants and mixed infections by examining single-strand conformation polymorphisms of immunocapture RT-PCR products. // J. Gen. Virol. – 1995. – 76, – P.2051–2055. 10. Wisler, G.C., Lewellen, R.T., Sears, J.L., Wasson, J.W., Liu, H., Wintermantel, W.M. Interaction Between Beet Necrotic Yellow Vein Virus And Beet Soil-Borne Mosaic Virus In Sugar Beet. Plant Disease. 2003. V. 87. – P. 1170–1175. 11. Koenig, R., Pleij, C.W.A., Beier, C., Commandeur, U. Genome properties of beet virus Q, a new furo-like virus from sugar beet, determined from purified virus. // J. Gen. Virol. 1998. – 79. – P.2027 – 2036. 12. Сенчугова Н.А., Постоєнко О.М., Бєднов М.О., Дерябін О.М. Виявлення Q вірусу буряку за допомогою ЗТ-ПЛР в агроценозах України // Мат. У Міжнародній конференції Біоресурси та віруси, Київ, 2007. – С.196. 13. Liu, H., Sears, J.L., Lewellen, R.T. 2004. P-Pathotype Of Rhizomania In Sugar Beet Has Not Been Identified In The Imperial Valley. The California Sugar Beet. – P. 12–13; 25.

Надійшла до редколегії 14.05.09

УДК 612.825.1:[612.821.1-2]

С. Крижановський, канд. біол. наук, І. Зима, канд. біол. наук,
А. Чернінський, канд. біол. наук, Н. Піскорська, канд. біол. наук

ЕЛЕКТРОЕНЦЕФАЛОГРАФІЧНІ КОРЕЛЯТИ УСПІШНОСТІ МНЕМОНІЧНОЇ ДІЯЛЬНОСТІ ЛЮДИНИ

В роботі проведено виділення частотних діапазонів, що пов'язані з ефективністю короткочасної пам'яті людини. Аналізувалась спектральна густина потужності частот енцефалограми. Отримані дані показали, що висока результативність запам'ятовування пов'язана з функціональним станом лівої скроневі ділянки неокортексу. Описано специфічні EEG-патерни, пов'язані з високими показниками запам'ятовування.

It is the purpose of the present article to find the frequency bands, which determines the human short-term memory efficiency. EEG-frequencies spectral power density dynamics were analyzed. The received data show, that mnemonic processes will depend on the cortical temporal lobe functional state. We have described the specific EEG-pattern of high memorizing parameters.

Вступ. Відомо, що будь-яка розумова діяльність здорової людини практично обов'язково перебігає із залученням процесів короткочасної пам'яті. Проблема механізмів пам'яті є на сьогодні об'єктом численних досліджень, оскільки в нейрофізіології дана функція розглядається як суттєвий елемент інтегративної діяльності мозку. Зокрема, аналіз специфічних патернів електроенцефалограми під час активації мнемонічних процесів широко представлений в сучасній літературі [5, 9, 10, 11]. Найбільш повно дана проблема проаналізована в серії досліджень W. Klimesch'a [9, 10]. Окрім опису EEG-реакцій, що супроводжують процеси запам'ятовування, йому вдалося визначити характерні особливості електричної активності мозку під час розвитку помилкових реакцій та загальної низької ефективності діяльності. Так, зокрема, ним було показано, що ступінь свідомого контролю поточної діяльності може бути оцінений за потужністю високочастотного θ - та низькочастотного α -діапазонів EEG, а кількість помилок певним чином пов'язана з високочастотними α -компонентами. Однак детальна частотна структура таких залежностей залишається на сьогодні нез'ясованою.

Дана проблема може бути вирішена за допомогою аналізу значень спектральної густини потужності усіх частот спектру EEG [12]. Використовуючи такий підхід, можна визначити амплітудно-частотні характеристики тих складових EEG, що пов'язані з факторами результативності запам'ятовування інформації. На актуальність проведення подібного аналізу вказують у своїй статті А.Я. Каплан зі співавторами [2], підкреслюючи прогностичне значення таких даних.

Метою роботи було визначення частот електроенцефалограми, вираженість яких змінюється в залежності від ефективності запам'ятовування людиною вербальної інформації.

Об'єкт та методи дослідження. У дослідженні як обстежувані брали участь 27 добровольців – студентів

Київського національного університету імені Тараса Шевченка, обох статей, практично здорових. Під час обстеження вони перебували у затемненій звукоізольованій камері у кріслі в зручному положенні напівлежачи із заплющеними очима. На початку роботи протягом трьох хвилин записували EEG обстежуваних у вихідному стані спокою (запис проводили щохвилини у вигляді 20-секундних проб). Далі давалася інструкція: "Ви маєте запам'ятовувати продуктовані слова і повторювати їх вголос після відповідної команди", після чого починалося тестування. Усі використані в тесті слова мали малу кількість складів (один або два), були іменниками у називному відмінку однини і позначали конкретні предмети. В кожній пробі пред'являлось 10 слів у темпі 1 слово за 2 с, слова в різних пробах не повторювались. Тест на об'єм короткочасної пам'яті виконувався п'ять разів і складався з послідовних етапів: запам'ятовування слів (етап "запам'ятовування", 20 с), утримання слів у пам'яті (етап "утримання", 20 с), повторення слів, що вдалося запам'ятати (7–15 с). Між окремими виконаннями тесту робилась пауза тривалістю 20 с (етап "пауза"). Під час повторення обстежуваним слів EEG не записували через численні артефакти, на всіх інших етапах реєстрували EEG у вигляді окремих 20-секундних проб.

Реєстрацію та первинний аналіз EEG проводили за допомогою електроенцефалографічного комплексу EEG-16S (Медікор, Угорщина) – IBM PC AT. EEG реєстрували від симетричних лобних (F3, F4), тім'яних (P3, P4), потиличних (O1, O2) та скроневих (T3, T4) відведення за міжнародною схемою 10–20 %. У якості референтного використовували об'єднаний вушний електрод. Частота дискретизації сигналу становила 100 Гц. Після видалення артефактних фрагментів аналіз спектрального складу окремих реалізацій EEG проводили за допомогою швидкого перетворення Фур'є (епоха аналізу 5.12 с, перекриття епох – 87.5 %, кількість епох в окремій реалізації – не менше 20). Отримані значення