

Антивірусна активність дріжджових мананів у рослинних тканинах, протопластах і безклітинних екстрактах

О. Г. Коваленко, Л. Л. Сидорик¹, М. М. Машковський¹, Г. Х. Мацука¹

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України
Вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, 03143, Україна

¹ Інститут молекулярної біології і генетики НАН України
Вул. Академіка Заболотного, 150, Київ, 03143, Україна

Ефективність і механізм антифитовірусної дії дріжджових мананів різної будови залежить від їхньої концентрації і виду експериментальної системи. У помірній концентрації манани, очевидно, не впливають безпосередньо на проникнення у клітину і репродукцію вірусу тютюнової мозаїки (ВТМ), але активують захисні механізми у надчутливих рослинах. Однак підвищені концентрації їх можуть пригнічувати нагромадження ВТМ у тканинах сприйнятливих рослин і мезофільних протопластах, виділених як із чутливих, так і надчутливих рослин тютюну. Показано інгібіторну дію мананів щодо транскрипції клітинної та вірусної РНК in vitro.

Вступ. Інгібіторна активність полісахаридів різного походження щодо вірусів рослин відома давно [1—3]. Однак механізм їхньої антивірусної дії ще не вивчено. Водночас на прикладі дріжджових мананів показано, що біологічна активність і способи дії полісахаридів у рослині залежать від їх хімічної будови, зокрема, ступеня полімерності, наявності певних типів глікозидних зв'язків, розгалуженості ланцюга та сумарного заряду полімеру [4, 5].

Нашими попередніми дослідженнями [4, 6, 7] встановлено, що дріжджові манани не впливають безпосередньо на віріони *in vitro*. Інактивація вірусу відбувається, очевидно, в рослині. Для пояснення антивірусної дії полісахаридів *in vivo* було запропоновано два шляхи: 1) модифікація чутливості рослин до вірусів під впливом полісахариду; 2) пригнічення ранніх етапів вірусної інфекції, в тому числі проникнення вірусу в клітину [4].

Стосовно поліаніонних похідних дріжджових мананів — манансульфатів слід зазначити, що їхній механізм антивірусної дії подібно до інших

поліаніонів базується на індукції у рослин резистентності, яка може змінюватися під впливом актиноміцину Д (АМД) [8], з утворенням ряду білкових компонентів та антивірусних чинників [9]. Але такої здатності, очевидно, не мають нейтральні манани, оскільки їхня дія на відміну від дії манансульфатів не блокується АМД [10]. Разом з тим було показано, що антивірусна активність мананів суттєво залежить від виду рослини-хазяїна, а також від наявності та ефективності природного механізму резистентності [4, 6], що може свідчити про причетність мананів як екзогенних модуляторів до реалізації захисних потенцій у рослин [5].

Метою цієї роботи є вивчення дії дріжджових $\alpha(1\rightarrow2, 1\rightarrow3, 1\rightarrow6)$ - і $\beta(1\rightarrow3, 1\rightarrow4)$ -зв'язаних мананів на репродукцію вірусу тютюнової мозаїки (ВТМ) та Х-вірусу картоплі (ХВК) в різних експериментальних системах, зокрема, в рослинних тканинах, протопластах і безклітинних екстрактах.

Матеріали і методи. *Препарати розгалуженого (РМ) $\alpha(1\rightarrow2, 1\rightarrow3, 1\rightarrow6)$ - і лінійного (ЛМ) $\beta(1\rightarrow3, 1\rightarrow4)$ -зв'язаних мананів одержували відповідно з клітин *Candida tropicalis* та культураль-*

ного середовища *Rhodotorula rubra* за методами, що описані раніше [3, 11]. Препарати РМ та ЛМ розчиняли у воді або 0,01 М фосфатному буфері, рН 7,0, що містив 0,02—0,05 М розчин NaCl, фільтрували через бактеріальний фільтр або автоклали при 137 °С і використовували в концентрації 5—1000 мкг/мл.

Віруси. В досліді використовували звичайний (U₁) штаб ВТМ та місцевий ізолят ХВК. Вірусні препарати, виділені з рослин тютюну та дурману відповідно, очищали методом диференціального центрифугування. Вірусну РНК із 2 %-ї вірусної суспензії в 0,02—0,05 М NaCl одержували фенольно-детергентним методом [12]. У роботі використовували препарати РНК у концентрації 100—250 мкг/мл, вірусу — 1—10 мкг/мл у розчинах 0,02—0,05 М NaCl. Для інактивації РНКаз та катіонів, що могли вплинути на процес проникнення вірусів та їхньої РНК, інокулами перед використанням обробляли 1—2 %-ю суспензією бентоніту (Н⁺-форма, «Sigma», США).

Рослинний матеріал. Як тест-рослини та матеріал для отримання протопластів використовували рослини тютюну сортів Самсун та Імунний 580 (надчутливий до ВТМ), вирощені в теплиці за звичайних умов. Протопласти з мезофілу листя 6—8-тижневих рослин вилучали за допомогою суміші гідролітичних ферментів одноступеневим методом, інфікували ВТМ і культивували *in vitro*, як і раніше [13]. Концентрацію інфекційного ВТМ у протопластах визначали через 24 год після інокуляції на дурмані (*Datura stramonium L.*). Останній використовували також для накопичення та дослідження ХВК.

Безклітинні системи трансляції. Вплив мананів на включення [³H]-лейцину і [³⁵S]-метіоніну в білки *in vitro* вивчали в екстрактах асцитних клітин Кребса (АКК) та зародків пшениці (ЗП). Екстракти АКК та ЗП (фракція S₃₀) одержували, як описано в [14].

Як екзогенні матриці використовували: глобінову РНК із ретикулоцитів кроля та РНК ХВК, виділену з очищеного вірусного препарату вищезазначеним методом [12]. Позаклітинні системи для вірусної РНК оптимізували за вмістом іонів K⁺, Mg²⁺ та РНК. Включення мічених амінокислот у білки, а також радіоактивність середовищ, протопластів і клітинних фракцій з листя тютюну визначали в сцинтиляційному спектрофотометрі SL-30 («Intertechnique», Франція). Попередньо фракції білка солюбілізували сцинтиляційними рідинами ЖС-8 або Unisolve-100.

Інфекційність вірусів та їхніх РНК визначали на рослинах-індикаторах [3, 6, 7]. Результати

біологічного титрування та сцинтиляції проб піддавали біометричному аналізу, як описано в [13, 15].

Результати і обговорення. Нашими попередніми дослідженнями було встановлено, що мананвімісні препарати із дріжджів мають досить високу активність щодо локальної інфекції ВТМ у тютюні тоді, коли вводяться за 0,5—120 год до інокуляції, але не пізніше, ніж через 2 год після неї [6]. При цьому процес депротейнізації вірусу полісахаридами, очевидно, не порушується, оскільки вони однаковою мірою пригнічують інфекційність як інтактних віріонів, так і ізолюваної РНК [7]. Однак ці дані не виключали можливості інгібування препаратами проникнення вірусу до клітини та ранніх стадій репродукції вірусу в них.

Механізм проникнення фітовірусів у клітини вивчено ще недостатньо, проте кількісною мірою проникнення вірусу може бути утворення первинних центрів інфекції в інокульованих листках [16]. Тому при інгібуванні проникнення вірусу та становлення інфекції слід чекати зменшення кількості первинних центрів інфекції під впливом інгібітора незалежно від того, чутлива чи надчутлива рослина-хазяїн використовується в досліді.

Керуючись цими міркуваннями, ми випробували дію дріжджових мананів на інфекційність ВТМ у чутливому (Самсун) і надчутливому (Імунний 580) сортах тютюну. В результаті проведених досліджень виявилось, що манани за мінімально ефективною концентрацією на 1—2 порядки активніші щодо ВТМ-інфекції у надчутливому, ніж у чутливому сорті. Особливо наглядно демонструють це досліді, в яких листя тютюну до інокуляції ВТМ три рази обприскували 0,02 %-м розчином РМ із клітин *C. tropicalis* (рис. 1). Кількість некрозів на листках надчутливого сорту у досліді становила лише 1 % їхньої кількості у контролі. Водночас кількість інфекційних центрів, виявлених за допомогою термічної обробки інфікованих листків (55 °С) через 3 доби після інокуляції, в обох варіантах була однаковою.

Отже, досліджувані полімери, принаймні у помірній концентрації, очевидно, не впливають на проникнення вірусу в клітину, але стимулюють захисні механізми у надчутливих рослин, що призводить до значного підвищення стійкості їх до вірусної інфекції. Тим часом, не можна було виключити того, що полісахариди пригнічують реплікацію вірусу у рослинній тканині.

Вивчення дії РМ на накопичення ВТМ в ізолюваних листових дисках тютюну чутливого сорту Самсун показало, що полісахарид пригнічував репродукцію вірусу лише у підвищеній концентрації

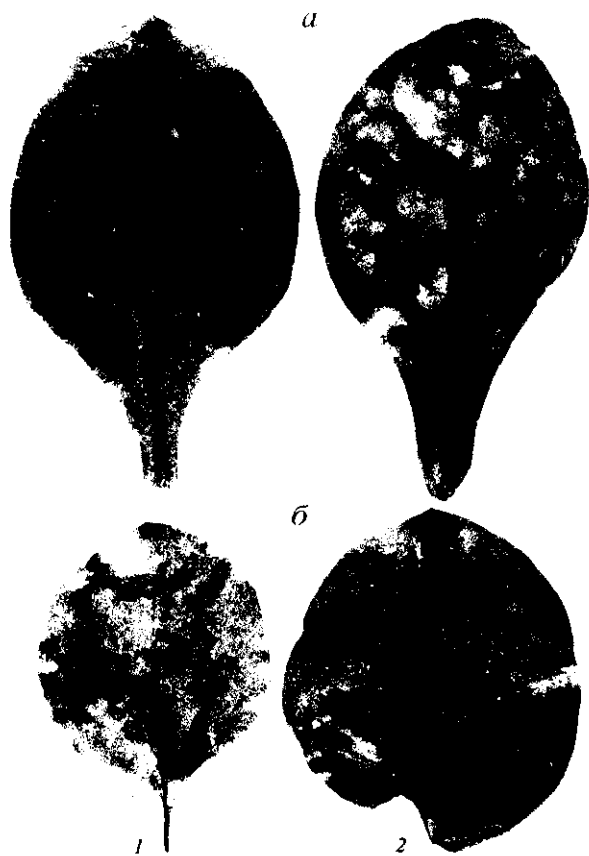


Рис. 1. Вплив розгалуженого дріжджового манану (PM) на формування локальних уражень, індукованих ВТМ на листі надчутливого Імунний 580 (а) і чутливого Самсун (б) сортів тютюну. У досліді листя обприскували тричі за 2 дні до інюкуляції ВТМ 0,02 %-м розчином РМ (1), у контролі (2) — водою. На надчутливому сорті Самсун локальні ураження індукували тепловим шоком (55 °С), на надчутливому сорті Імунний 580 вони формувалися спонтанно за звичайних умов

(1000 мкг/мл); помірні концентрації його (100 мкг/мл) не впливали, а знижені навіть дещо стимулювали накопичення вірусу (табл. 1). Причому як РМ, так і ЛМ при застосуванні за 0—24 год до інюкуляції, виявилися активнішими, ніж через 0—24 год після неї (табл. 2).

Що ж до репродукції ХВК у тканинах дурману, то мананвмісні препарати (клітинний та позаклітинний) з *S. tropicalis* у тій же концентрації (1000 мкг/мл) давали відчутний ефект лише в тому разі, коли застосовувалися до (0—48 год), але не після (0—48 год) інюкуляції ізольованих половинок листя (табл. 3).

Таблиця 1
Накопичення інфекційного ВТМ у дисках із листя тютюну сорту Самсун, інфільтрованих розгалуженим мананом (РМ)

Інфільтрати	Інфекційність ВТМ в екстрактах	
	всереднє по лист	...
Вода (контроль)	6,4±2,1	100
РМ, 10 мкг/мл	14,4±4,0	225**
РМ, 100 мкг/мл	10,7±1,8	167*
РМ, 1000 мкг/мл	0,8±1,7	13***

Примітка. Інфільтрацію дисків здійснювали за 16 год до інюкуляції ВТМ, титр вірусу в екстрактах (1:10) визначали через 72 год після інюкуляції дисків на дурмані; тут і в табл. 2, 3, 5 — *1 % < p < 5 %; **0,1 % < p < 1 %; ***p < 0,1 %.

Таблиця 2
Вплив розгалуженого (РМ) та клітинного (ЛМ) мананів на репродукцію ВТМ у дисках із листя тютюну сорту Самсун

Строк обробки дисків полісахаридом, год	Титр ВТМ, інюкованого на листі дурману		Продуктивність, %
	Диск	Контроль	
РМ			
0—24 до інюкуляції	21,9	55,6	61**
0—24 після інюкуляції	60,1	74,4	19***
ЛМ			
0—24 до інюкуляції	12,5	26,7	53**
0—24 після інюкуляції	75,4	91,6	22*

Примітка. Після вакуумінфільтрації виски залишалися протягом 24 год у розчині полісахариду (1000 мкг/мл) чи води (контроль), а потім були переведені у вологу камеру.

Таким чином, одержані дані свідчать про пригнічення репродукції вірусів у тканинах чутливих рослин-хазяїв при підвищеній концентрації мананів, яке певною мірою залежить від типу експериментальної системи. Ці дані спонукали нас до вивчення можливості проникнення полісахаридів у клітини паренхіми листя тютюну при введенні їх у міжклітинний простір. Хоча в попередніх дослідженнях [15] методами радіоавтографії було показано, що дріжджові манани різної будови, введені в

Таблиця 3

Вплив клітинного та позаклітинного мананів *S. tropicalis* на репродукцію ХВК у половинках листків дурману

Строки обробки дисків мананом, год	Титр ВТМ, некрозів на лист дурману		Припичення, %
	Дослід	Контроль	
Клітинним			
0—48 до інокуляції	23,6	35,1	33***
0—48 після інокуляції	39,9	39,0	0
Позаклітинним			
0—48 до інокуляції	3,2	14,4	78*
0—48 після інокуляції	41,8	40,4	0

П р и м і т к а. Розрізані вздовж жилки листки занурювали розрізом у розчин полісахариду (1000 мкг/мл) чи воду (контроль) на 48 год, а потім на 72 год залишали у вологій камері; інфекційний титр ХВК визначали на 5-й день після інокуляції на гомфрені.

Таблиця 4

Радіоактивність протопластів і апопласту листя тютюну після ін'єкції [^{14}C]-манану *Rh. tubra*

Фракція	Інтактні протопласти, %	Радіоактивність,	
		імп/хв	%
<i>24 год після ін'єкції [^{14}C]манану</i>			
Апопласт*	—	12420±480	977
1-й змив**	—	2552±205	200
2-й змив	—	1276±285	100
Протопласти	96,3	1218±170	175
К ₁ (середовище)	—	1276±156	100
К ₂ (протопласти)	95,5	696±418	100
К ₃ (0,5 М манітол)	—	1276±308	100
<i>48 год після ін'єкції [^{14}C]манану</i>			
Апопласт	—	16240±530	243
1-й змив	—	6085±1165	108
2-й змив	—	4930±290	87
Протопласти	81,0	6235±413	148
К ₁ (середовище)	—	6685±305	100
К ₂ (протопласти)	80,6	4205±725	100
К ₃ (0,5 М манітол)	—	5655±725	100

П р и м і т к а. *Для виділення протопластів використовували середовище Nagata-Takebe (NT) з розчиненими в ньому клітинними оболонками та міжклітинними речовинами; **змиви з протопластів в 0,5 М розчині манітолу після центрифугування (100 г, 2 хв).

Таблиця 5
Трансляція різних мРНК у безклітинних екстрактах у присутності дріжджових мананів та без них

Екстракт (S30)	мРНК	Мічений попередник білка	Концентрація манану, мкг/мл	Радіоактивність продукту трансляції, +	
				імр/хв	%
<i>Розгалужений манан</i>					
Асцитні клітини Кребса	Глобінова	$[^3\text{H}]$ -лейцин	0	17434 ± 481	100,0
			100	3538 ± 1248	20,2***
Те саме	РНК ХВК	$[^3\text{H}]$ -лейцин	0	18084 ± 70	100,0
			100	13848 ± 904	76,5**
Зародки пшениці	РНК ХВК	$[^{35}\text{S}]$ -метіонін	0	57299 ± 430	100,0
			100	9019 ± 118	15,7***
<i>Лінійний манан</i>					
Асцитні клітини Кребса	Глобінова	$[^3\text{H}]$ -лейцин	0	17454 ± 986	100,0
			100	5573 ± 629	31,9***
Те саме	РНК ХВК	$[^3\text{H}]$ -лейцин	0	18084 ± 70	100,0
			100	18332 ± 2433	101,3*
Зародки пшениці	РНК ХВК	$[^{35}\text{S}]$ -метіонін	0	57299 ± 430	100,0
			100	20385 ± 184	35,5***

Примітка. Концентрація мРНК в екстракті складає 100 мкг/мл (5 мкг на пробу), $[^3\text{H}]$ -лейцину і $[^{35}\text{S}]$ -метіоніну — 0,2 мкг/мл. Тривалість інкубації суміші 1,5 год.

листя тютюну, не здатні поширюватися системно, одержані результати не виключали можливості проникнення їх у клітини в межах оброблених тканин спонтанно або через пошкодження оболонок клітин у процесі механічної інюкуляції рослин.

Щоб перевірити таку можливість, лінійний $[^{14}\text{C}]$ -манан *Rh. rubra* вводили субепідермально в листя тютюну сорту Самсун, а через 24 та 48 год із обробленої в такий спосіб тканини одержували фракції апопласта та протопластів, відмиваючи з останніх рештки полісахариду та середовища 0,5 М розчином манітолу.

Дані дослідів, наведені в табл. 4, показують, що основна маса радіоактивного матеріалу, особливо на 24-ту год перебування манану в листі, міститься в апопласті (міжклітинному просторі), значно менша — у протопластах. Вже при разовому ополіскуванні манітолом удається видалити з протопластів механічні домішки міченого матеріалу. На це вказує відсутність «надфонові» радіоактивності у повторному змиві. Водночас нами виявлено перевищення рівня радіоактивності про-

топластів в обидва строки відбору зразків над природним фоном контрольних протопластів (на 150—175 %). Це може свідчити про те, що незначна частина манану, ін'єкovanого в міжклітинний простір листової паренхіми, проникає в клітини чи, принаймні, міцно адсорбується на поверхні цитоплазматичних мембран. Ця частина полісахариду могла пригнічувати початкові етапи розвитку вірусної інфекції в окремих клітинах.

Дійсно, коли ізольовані протопласти тютюну в момент інюкуляції ВТМ піддавали дії манану, накопичення вірусу в них гальмувалося (рис. 2). Причому для реалізації антивірусної активності манану не мало значення, з чутливого чи надчутливого до ВТМ сорту були одержані протопласти для дослідів. Слід зазначити, що ефективність манану щодо репродукції вірусу в протопластах виявилася вищою, ніж у рослинній тканині при системній вірусній інфекції (див. табл. 1—3), можливо, за рахунок кращого поглинання полісахариду ізольованими протопластами, ніж інтактними клітинами.

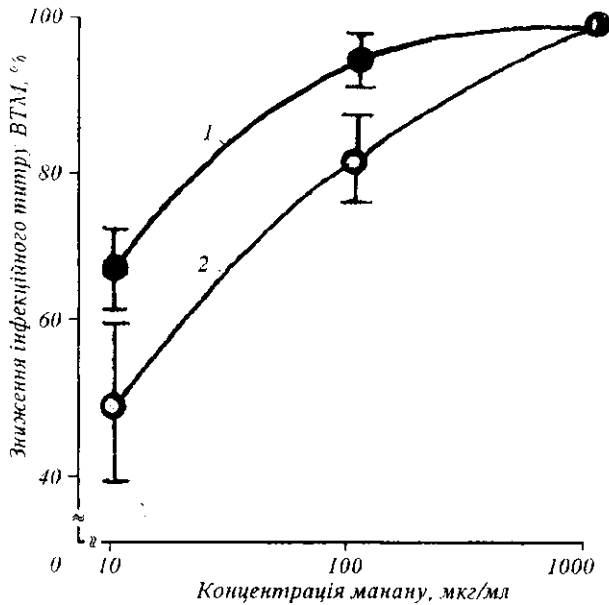


Рис. 2. Антивірусна активність дріжджового манану в мезофільних протопластах тютюну сортів Самсун (1) та Імунний 580 (2). Полісахарид внесено в інокулюм за 10 хв до інокуляції протопластів ВТМ (1 мкг/мл); інфекційний титр ВТМ в гомогенатах (10^7 протопластів у 50 мл води) визначали через 24 год після інокуляції на дурмані

Першим етапом репродукції вірусу після проникнення його в клітину є трансляція вірусних РНК на клітинних рибосомах та синтез ранніх вірусних білків [17]. Тому на наступному етапі роботи ми мали в'ясувати, чи здатні дріжджові манани пригнічувати процес трансляції клітинних і вірусних РНК. Для цього нами були використані безклітинні системи трансляції: відносно гомологічну (ЗП—РНК ХВК) та гетерологічну (АКК—глобінова мРНК).

Досліди показали, що манани здатні пригнічувати трансляцію клітинної і вірусної (РНК ХВК) мРНК (табл. 5). Проте нами була відмічена цікава закономірність: включення радіоактивного попередника білка (^3H -лейцин та ^{35}S -метіонін) активно пригнічувалося мананами у гомологічній, але не гетерологічній системах. Слабка активність щодо РНК ХВК в екстрактах з асцитних клітин Кребса виявлена лише у РМ, який серед випробуваних мананів виявився дієвішим не лише щодо процесу трансляції *in vitro*, але й інфекційності [4]

та репродукції (див. табл. 2) вірусу. Слід зазначити, що підвищення концентрації мананів з 100 до 200 і навіть до 1000 мкг/мл в екстрактах не супроводжувалося значним підвищенням їхньої гальмівної активності.

Резюмуючи одержані дані загалом, слід зазначити, що антивірусна активність дріжджових мананів залежить від їхньої концентрації і виду експериментальної системи. У помірних концентраціях вони суттєво не впливають на проникнення вірусу в клітину і його репродукцію у чутливих рослинах, але здатні активувати захисні механізми у надчутливих рослин. У підвищених концентраціях манани можуть проникати в рослинні клітини у кількостях, достатніх для відчутного пригнічення початкових етапів вірусного інфекційного процесу, можливо, трансляції вірусних РНК і синтезу ранніх вірусних білків. Проте ця дія полісахаридів не є специфічною, оскільки вона поширюється і на клітинні РНК-матриці.

А. Г. Коваленко, Л. Л. Сидорик, Н. Н. Машковский, Г. Х. Мацука

Antiviral activity of yeast mannans in plant tissues, protoplasts and noncellular extracts

Резюме

Ефективність і механізм антифітотовірусного дії дріжджових маннанів різного строення залежить від їх концентрації і виду експериментальної системи. В умерених концентраціях маннани, очевидно, не впливають безпосередньо на проникнення в клітку і репродукцію вірусу тютюнової мозаїки (ВТМ), але активують захисні механізми у сверхчутливих рослин. Однак підвищені концентрації їх можуть подавляти накоплення ВТМ в тканинах восприимчивих рослин і мезофільних протопластах, виділених як із восприимчивих, так і сверхчутливих рослин тютюна. Показано інгібруюче дієвство маннанів на трансляцію клітинної і вірусної РНК *in vitro*.

A. G. Kovalenko, L. L. Sidorik, N. N. Mashcovsky, G. Kh. Matsuka

Antiviral activity of yeast mannans in plant tissues, protoplasts and noncellular extracts

Summary

The efficiency and mechanism of yeast mannans antiphytoviral action depend on the mannan concentration and the experimental system type. Mannans at moderate concentration, probably, do not influence immediately tobacco mosaic virus (TMV) penetration into a cell and virus reproduction, but they activate protective mechanisms of hypersensitive plants. However, their increased concentration can suppress TMV accumulation in susceptible plants and in mesophilic protoplasts obtained from both susceptible and hypersensitive tobacco plants. The mannans inhibitory effect on the translation of cellular and viral RNA *in vitro* has been showed.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Bawden F. C., Freeman G. C. The nature and behaviour of inhibitors of plant viruses produced by *Trichotecium roseum* Link. // J. Gen. Microbiol.—1952.—7.—P. 154—161.

2. Hodson W. A., Munro J., Singh P. P., Wood F. A. Isolation from *Phytophthora infestans* of a polysaccharide that inhibits potato virus X // *Phytopathology*.—1969.—59.—P. 1334—1335.
3. Коваленко О. Г. Виділення, очистка та деякі властивості антивірусних речовин з дріжджів // *Мікробіол. журн.*—1971.—33, № 1.—С. 75—81.
4. Kovalenko A. G. Antivirale Eigenschaften mikrobieller Polysaccharide — ein Überblick // *Zbl. Mikrobiol.*—1987.—142, N 3.—S. 301—310.
5. Коваленко А. Г. Белок-углеводное взаимодействие в реализации устойчивости растений к вирусам // *Микробиол. журн.*—1993.—55, № 6.—С. 76—91.
6. Kovalenko A. G., Bobyr A. D., Votzelko S. K., Menzel G., Barkalova A. A. Untersuchungen über gegen Pflanzenviren wirksame Hemmstoffe aus Hefepilzen // *Phytopath. Z.*—1977.—88, N 2.—S. 322—340.
7. Kovalenko A. G., Bobyr A. D., Kluge S., Barkalova A. A. Über den antiviralen Wirkungsmechanismus von Hefemannan als einem Vertreter mikrobieller Polysaccharide // *Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-Naturwiss R.*—1982.—31, N 4.—S. 360—371.
8. Коваленко А. Г., Грабина Т. Д., Бобырь А. Д., Витовская Г. А., Корбелайнен Э. С., Елинов Н. П. Маннансульфаты — индукторы устойчивости растений к вирусной инфекции // *Вопр. вирусологии.*—1988.—№ 6.—С. 732—737.
9. Kovalenko A. G., Grabina T. D., Kolesnik L. V., Didenko L. F., Oleschenko L. T., Olevinskaya Z. M., Telegeeva T. A. Virus resistance induced with mannan sulphates in hypersensitive host plants // *J. Phytopath.*—1993.—137, N 2.—P. 133—147.
10. Коваленко А. Г., Баркалова А. А., Бобырь А. Д. Влияние актиномицина Д на антивирусную активность препаратов дрожжевого маннана в сверхчувствительных к ВТМ растениях // *Микробиол. журн.*—1986.—48, № 4.—С. 58—62.
11. Елинов Н. П., Витовская Т. А., Коваленко А. Г., Марюхта И. Б., Марихин В. А. Изучение маннана *Rhodotorula rubra* и его фракций // *Прикл. биохимия и микробиология.*—1980.—16, № 2.—С. 249—253.
12. Міхссва І. І. Інфекційність препаратів РНК тканин дурману, уражених Х-вірусом картоплі // *Мікробіол. журн.*—1969.—31.—С. 469—472.
13. Коваленко А. Г. Ингибирование системной индуцированной устойчивости растений к вирусам при погружении первично инокулированных листьев в воду // *Микробиол. журн.*—1988.—50, № 4.—С. 62—67.
14. Клеменс М. Трансляция эукариотических матричных РНК в бесклеточных экстрактах // *Транскрипция и трансляция.*—М.: Мир.—1987.—С. 277—325.
15. Kovalenko A. G., Kluge S. Uptake, transport and persistence of [¹⁴C]-yeast mannans in plants // *Biochem. Physiol. Pflanzen.*—1988.—183.—P. 283—290.
16. Matthews R. E. F. *Plant virology.*—New York etc.: Acad. press., 1981.—2-nd ed.—897 p.

УДК 578.23.4: 578.28.282: 578.28.283
Надійшла до редакції 16.06.98