

УДК 577.1

DOI: 10.15587/2519-8025.2019.190922

ВПЛИВ ВІРУСНОЇ ІНФЕКЦІЇ НА БІОХІМІЧНІ ПРОТЕКТОРНІ РЕАКЦІЇ РОСЛИН ПШЕНИЦІ

О. О. Молодченкова, Л. Т. Міщенко, А. А. Дуніч, О. В. Рищаківа, Л. Я. Безкровна,
Я. С. Фанін

Мета роботи – дослідити вплив вірусної інфекції на біохімічні протекторні реакції рослин.

Матеріали та методи дослідження – дослідження були проведені на рослинах пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Джулія закордонної селекції. Методи досліджень: біометричні вимірювання, твердофазний імуноферментний аналіз, метод К'ельдаля, антроновий метод визначення цукрів, спектрофотометричні методи. Статистична обробка даних була проведена за допомогою програми “Libre Office Calc” GNU Lesser General Public License v 3).

Результати досліджень. Одержані результати свідчать про те, що одними із реакцій відгуку рослин пшениці на ураження вірусом смугастої мозаїки є порушення у функціонуванні фотосинтетичного апарату листків пшениці, зменшення вмісту білка. Встановлено збільшення вмісту розчинних цукрів, флавоноїдів та активності хітинази і β -1,3-глюканази за впливу вірусної інфекції, що може мати протекторне значення. Виявлено, що вірус смугастої мозаїки пшениці викликає такі неспецифічні реакції рослини клітини, як активування процесів перекисного окиснення ліпідів, зниження активності деяких антиоксидантних ензимів (каталази та ін.). Показано, що активація пероксидази, підвищення вмісту відновленого глутатіону клітин, уражених ВСМП, є захисною реакцією рослин пшениці на вторинний оксидний стрес, що виникає в клітинах у разі проникнення в них вірусу.

Висновки. Вивчення біохімічного складу рослин пшениці, уражених вірусом смугастої мозаїки пшениці, показало наявність змін деяких біохімічних показників, що пов'язані з формуванням захисних механізмів рослин (вмісту фотосинтетичних пігментів, білка, цукрів, флавоноїдів, активності PR-білків, інтенсивності окиснювальних та антиокиснювальних процесів). Отримані результати можна використовувати при доборі сортів пшениці із господарсько-цінними ознаками та комплексною стійкістю (і до кліматичних умов довкілля, і до фітовірусних інфекцій), які можуть бути рекомендовані для впровадження у селекційну і сільськогосподарську практику

Ключові слова: пшениця, вірус смугастої мозаїки пшениці, стійкість, біохімічні захисні реакції

Copyright © 2019, О. О. Молодченкова, Л. Т. Міщенко, А. А. Дуніч, О. В. Рищаківа, Л. Я. Безкровна, Я. С. Фанін
This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>).

1. Вступ

На сучасному етапі “екологічних криз”, зумовлених глобальними змінами клімату на Землі та трансформуванням людською діяльністю навколишнього середовища, моніторинг вірусних інфекцій в еко- та агроценозах є одним із першочергових заходів для запобігання, збереження сталого розвитку та функціонування [1]. Вірусні хвороби рослин спричинюють значне зниження врожайності сільськогосподарських культур, погіршення якості продукції, а також швидке виродження сортів, що ускладнює забезпечення сталого виробництва конкурентоспроможної сільськогосподарської продукції як основи продовольчої та національної безпеки України.

Оскільки озима пшениця є основною сільськогосподарською культурою України, вивчення властивостей, розповсюдженості і шкодочинності вірусів пшениці є надзвичайно актуальним як для науки, так і народного господарства [1]. Такі дослідження необхідні для глибокого розуміння взаємодії вірусів, рослин та факторів довкілля, що призводять до різних форм перебігу інфекційного процесу, циркуляції ві-

русів і різноманіття їх штамів, а також для розробки ефективних адаптивних стратегій захисту рослин.

2. Літературний огляд

Несприятливі чинники навколишнього середовища є одними із самих значних факторів, що визначають урожайність та якість зерна зернових культур, зокрема пшениці (*Triticum aestivum* L.). У зв'язку з цим використання різних (агротехнічних, селекційних, біотехнологічних) способів підвищення стійкості рослин до стресів різної природи є найважливішим народногосподарським завданням. Різке падіння урожаю зернових культур у неврожайні роки пов'язане не лише з дією несприятливих екологічних факторів, а й з впливом вірусних інфекцій, які розвиваються на фоні послаблення імунної активності рослинного організму. Відомо, що незбалансованість елементів живлення в ґрунті, різке коливання природних умов, а також низький рівень хімічного захисту послаблюють імунну активність і підвищують ступінь пошкодження зернових культур вірусними хворобами [1]. Найбільш поширеними вірусами, що

уражують зернові культури, є вірус жовтої карликовості ячменю (ВЖКЯ), вірус мозаїки озимої пшениці, вірус штрихуватої мозаїки ячменю, вірус мозаїки стоколосу безостого, вірус смугастої мозаїки пшениці (ВСМП) та віруси, що передаються через ґрунт. Встановлено залежність превалювання того чи іншого вірусу (ВСМП чи ВЖКЯ) на рослинах пшениці озимої у конкретному агроценозі від агрокліматичних умов, які складаються напередодні висіву культури та впродовж періоду вегетації (добова температура, кількість опадів, гідротермічний коефіцієнт (ГТК). Показано, що часто прояв адаптивної реакції рослин пшениці на дію екологічних чинників довкілля схожий з проявом патологій, викликаних вірусним ураженням [2].

Здатність рослин чинити опір екстремальним умовам вирощування, пристосовуватися до них і зберегти при цьому свій життєвий потенціал є однією з визначальних умов існування рослин і залежить від можливості реалізувати захисні пристосувальні механізми, тобто адаптуватися до різноманітних стресових чинників [3]. Стійкість рослин до несприятливих чинників і здатність до адаптації залежить від генома, можливості його реалізації в процесі онтогенезу. Важлива роль в цих процесах належить біохімічним системам захисту рослин, до яких відносяться такі реакції, як індукція синтезу стресових білків та окремих білків, що є у нормі, зміни у функціонуванні ген-ензимних систем, збільшення концентрації стресових фітогормонів, активація сигнальних систем та ін. Дослідження біохімічних процесів, які відбуваються в рослинах за дії стресорів різної природи спонукає до висновку, що однією із складових фітостійкості є білковий обмін. Показано, що основними складовими загальної відповіді рослин на вірусну інфекцію є збільшення вмісту білка (структурного і каталітично активного), збільшення активності лектинів, збереження активності протеїназ на рівні здорових рослин та інші [1, 4]. У відповідь на вірусну інфекцію в рослинах індукуються PR-білки [5], до яких відносяться хітинази та β -1,3-глюканази. PR-білки вперше були виявлені в надчутливих рослинах тютюну, уражених вірусом тютюнової мозаїки (ВТМ) [6]. Важливою системою, яка лежить в основі клітинно-молекулярних механізмів адаптації рослин до несприятливих чинників середовища та визначає спрямованість загальної адаптивної реакції, є система окиснювального гомеостазу. За нормальних умов життєдіяльності, функціонування живих систем в умовах фізіологічного оптимуму забезпечується проантиоксидантною рівновагою, яка є важливим механізмом окиснювального гомеостазу [7]. Загальною реакцією відгуку живих організмів, в тому числі рослин, на дію несприятливих чинників оточуючого середовища є утворення і накопичення активних форм кисню. Утворення і накопичення активних форм кисню грає подвійну роль – з одного боку, вони є високотоксичними інтермедіантами, а з іншого – регуляторами метаболічних процесів та захисних реакцій. Так як клітина є мембраною структурою, найбільш вираженою дією активних форм кисню є пошкодження клітинних мембран за рахунок перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ). Продукти ПОЛ можуть бу-

ти одночасно “індикаторами” та первинними “медіаторами” стресу як особливого стану клітини, який може привести до підвищення її стійкості. Кінцевим продуктом ПОЛ є малоновий діальдегід (МДА). Процеси ПОЛ знаходяться у динамічній рівновазі з функціонуванням добре розвинутої в рослинних клітинах системи антиоксидантного захисту, яка представлена антиоксидантними ензимами та неферментними сполуками, до яких відносяться глутатіон, каротиноїди, токофероли [8]. Пероксидаза – один із найбільш широко розповсюджених ензимів в живих організмах (рослинні і тваринні тканини, гриби і бактерії). Пероксидаза має широку субстратну специфічність і каталізує окиснення багатьох хімічних сполук за рахунок розкладання перекису водню. Роль каталази полягає в захисті клітин від перекису водню, що утворився під час метаболізму та в забезпеченні рослин киснем. Каталаза діє в клітинах разом із пероксидазою і руйнує ту частину перекису водню, котра не може бути інактивована зазначеним ензимом. Серед антиоксидантних ензимів важливу роль у мінімізації окисного пошкодження за впливу біотичних чинників відіграють ензими аскорбат-глутатіонового циклу, зокрема аскорбатпероксидаза, що каталізує відновлення перекису водню до води за участю аскорбінової кислоти як специфічного донора протонів. У регуляції вільнорадикального ушкодження одне із найважливіше місць займає система глутатіону. Відновлений глутатіон, як один з головних компонентів системи антиоксидантного захисту, здатний реагувати з вільними радикалами, інгібувати перекисне окиснення ліпідів. У системі захисту клітин від надлишку активних форм кисню функції відновленого глутатіону найчастіше здійснюються за допомогою ферментативного ланки, представленого спектром глутатіонзалежних ферментів. Глутатіонпероксидаза (ГП) каталізує реакцію окиснення глутатіону і відповідно дезактивацію перекису водню, а також розкладає гідропероксиди ліпідів з малим розміром молекул. Відомо, що оцінити рівень адаптації рослин до несприятливих чинників дозволяє кількісний вміст цукрів, які є інтегральним показником, що відображує стан обміну речовин рослини за дії вірусної інфекції та абіотичних стресорів [9].

Таким чином, дослідження окремих біохімічних реакцій рослин пшениці за впливу вірусної інфекції дозволить виявити перебіг фізіолого-біохімічних процесів у рослині, що піддається інфікуванню, отримати нові дані, які розкривають біохімічні механізми захисту рослин пшениці до вірусної інфекції.

3. Мета та задачі дослідження

Метою даної роботи було дослідити вплив вірусної інфекції на біохімічні протекторні реакції рослин пшениці.

Для досягнення мети були поставлені такі задачі:

1. Вивчити вміст білка, хлорофілу *a* та *b*, розчинних цукрів, флавоноїдів, активність PR-білків (хітинази, β -1,3-глюканази) в рослинах пшениці за інфікування ВСМП.

2. Дослідити вплив вірусної інфекції на окиснювальний гомеостаз клітин рослин пшениці.

4. Матеріали і методи дослідження

Дослідження були проведені на рослинах пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Джулія закордонної селекції на стадії колосіння.

Біометричні вимірювання проводили загальноприйнятими методами по Доспехову [10]. Ідентифікацію вірусів здійснювали за допомогою твердофазного імуноферментного аналізу (сендвіч-варіант) з використанням комерційних тест-систем до вірусу смугастої мозаїки пшениці фірми Loewe (Німеччина). Результати реакції реєстрували на рідері Termo Lab-systems Opsis MR (США) із програмним забезпеченням Dynex Revelation Quicklink при довжинах хвиль 405/630 нм. За достовірні приймали значення, що перевищували негативний контроль у три рази [11].

Вміст білка визначали методом К'ельдаля на аналізаторі білка/азота Kjeltac Auto 1030, вміст цукрів – антроновим методом, вміст хлорофілу *a* та *b* за методичними принципами [12]. Визначення загального вмісту флавоноїдів проводили за методикою [13]. Вміст МДА визначали за реакцією з 2-тіобарбітуровою кислотою (ТБК) і оцінювали за вмістом ТБК-активних продуктів [14]. Вміст відновленого глутатіону визначали з використанням реактиву Елмана [15]. Активність пероксидази (КФ 1.11.1.7) визначали за методом Риджа та Осборна [16]. Активність каталази (КФ 1.11.1.6) визначали за модифікованою методикою визначення ензиму у еритроцитах крові [17]. Каталазу екстрагували із тканин рослин 0,2М трис-НСІ буфером рН 7,0 при 4°C на протязі 60 хвилин при співвідношенні маса:об'єм 1:4. Гомогенат центрифугували (6000 g, 20 хвилин), використовуючи супернатант для визначення активності ензиму. В якості субстрату була використана 0,75 % H₂O₂. Активність каталази виражали в одиницях вимірювання оптичної щільності при 410 нм на 1 сирій маси. Активність аскорбатпероксидази (L-аскорбат:кисеньоксидоредуктаза, КФ 1.11.1.11) визначали за Nakano Y. і Asada K. [18]. Глутатіонпероксидазу (КФ 1.11.1.9) екстрагували 0,1 М фосфатним буфером (рН 6,2) з додаванням 0,5 М NaCl. В якості субстрату використовували пероксид водню, в якості відновника – гваякол [19]. Концентрацію білка в екстрактах – за методом Лоурі.

Для визначення хітиназної активності наважку рослинного матеріалу (50 мг) гомогенізували в 1 мл 0,1 М фосфатного буфера рН 6,75 протягом години при +4 °С та центрифугували при 20000g 20 хв. Надосадову рідину використовували для визначення активності ензиму. Для визначення активності хіти-

нази в пробу додавали 2 мл буфера рН 5,0, 50 мкл 1 %-ної суспензії колоїдного хітину та 0,1-0,2 мл надосадової рідини. Реакційну суміш інкубували на протязі 12 годин при 37 °С. Нерозчинний хітин відділяли центрифугуванням. Хітиназну активність визначали за кількістю утворених при ферментолізі відновлених цукрів за методом Нельсона. За одиницю активності хітинази приймали таку кількість ензиму, яка вивільняє при ферментолізі 1 мкМ відновлених вуглеводних груп. За еквівалент в разі хітинази приймають N-ацетилглюкозамін.

Для визначення активності β-1,3-глюканаз наважку рослинного матеріалу (40 мг) гомогенізували в 1 мл 0,1 М натрій-ацетатного буфера з рН 5,0 протягом години при +4 °С та центрифугували при 20000 g 20 хв. Для визначення активності β-глюканаз в пробу додавали 0,1 мл надосадової рідини і 0,1 мл ламінаріну, суміш інкубували протягом години. Реакцію зупиняли додаванням 1 мл 1 % розчину динітросаліцилової кислоти з наступним прогрівом протягом 5 хвилин на киплячій водяній лазні. Після охолодження суміші до кімнатної температури її розбавляли дистильованою водою при співвідношенні 1:20 з наступним вимірюванням оптичної щільності при 540 нм. За одиницю активності β 1,3-глюканаз приймали кількість ензиму, яка діє на β -глюкан вивільненням 1 мкмоль відновлених цукрів (у перерахунку на глюкозу), утворених за одну хвилину за стандартних умов: температурі 50 °С; рН 4,7; тривалості гідролізу 10 хвилин.

Досліди проводилися у 3-кратній біологічній для кожного сорту та 3-кратній аналітичній повторностях. Статистична обробка даних була проведена за допомогою програми “Libre Office Calc”GNU Lesser General Public Licensev 3).

5. Результати дослідження

Обстеження посівів пшениці в 2019 році в умовах Полтавської, Чернігівської, Київської та Одеської областей показали наявність в Чернігівській області симптомів світло-зелених і жовтих смуг різної довжини, що поширюються паралельно до жилкування, які характерні для вірусу смугастої мозаїки пшениці (ВСМП) (рис. 1).

Результати ІФА підтвердили, що рослини інфіковані ВСМП [20, 21].

Формування миршавого (щуплого) зерна у вірусінфікованих рослин прямо пов'язано із порушенням процесів білкового обміну, а також фотосинтезу, асиміляції, зокрема вуглеводного обміну і можуть вважатися одним із діагностичних показників вірусної інфекції [22].



Рис. 1. Симптоми ВСМП на рослинах пшениці озимої сорту Джулія: *a, б* – вірусінфіковані; *в* – здорові

Тому наступним етапом наших досліджень було вивчення вмісту білка, хлорофілу *a* та *b*, розчинних цукрів та флавоноїдів в листках інфікованих ВСМП рослин пшениці.

Проведені дослідження показали, що у польових дослідах у фазі колосіння в листках пшениці вміст білка у вірусінфікованих рослин знижувався на 38 %, вміст хлорофілу *a* знижувався на 73 %, вміст хлорофілу *b* на 63,8 %. Зниження вмісту хлорофілів спостерігали також в рослинах сприйнятливих сортів рису, вмісту хлорофілів та білка в рослинах сої за ураження вірусною інфекцією [23, 24].

Важлива роль в адаптаційних процесах рослин за дії несприятливих чинників різної природи, належить цукрам та флавоноїдам. Отримані результати показали, що за ураження вірусною інфекцією вміст цукрів підвищувався в середньому на 18,9 %, а вміст флавоноїдів - на 5,8 % відносно контрольних рослин (табл. 1). Відомо, що зменшення відтоку асимілятів з хлоропластів і листка в цілому призводить до накопичення цукрів в фотосинтезуючих органах. Цей процес може пригнічувати фотосинтез по механізму оберненого зв'язку, але може також мати протекторне значення [1].

Таблиця 1
Вплив вірусної інфекції на вміст білка, цукрів, фотосинтетичних пігментів, флавоноїдів у листках озимої пшениці сорту Джулія (фаза колосіння)

| Варіант | Вміст білка, % | Вміст цукрів, % | Вміст хлорофілу <i>a</i> , мг/100г | Вміст хлорофілу <i>b</i> , мг/100г | Вміст флавоноїдів, мг/г |
|----------------------------|----------------|-----------------|------------------------------------|------------------------------------|-------------------------|
| Здорові рослини /контроль/ | 25,6±0,6 | 3,7±0,09 | 482,7±5,0 | 200,9±6,2 | 1,7±0,01 |
| Інфіковані ВСМП рослини | 15,9±0,5 | 4,4±0,05 | 131,4±7,3 | 72,7±4,3 | 1,8±0,01 |

Відомо, що один із шляхів реалізації пристосувальних механізмів адаптаційного синдрому визначається трансформаціями ліпід-пігментних компонентів фотосинтетичних мембран, регулюванням інтенсивності їх пероксидного окиснення антиоксидантними системами (ферментативними та неферментативними), спрямованими на підтримання гомеостазу мембранних структур для забезпечення виконання їх функцій в змінених умовах існування.

Проведене нами вивчення окиснювальних та антиоксидантних процесів у тканинах рослин пшениці за інфікування вірусною інфекцією показали наступне. У вірусінфікованих рослин був в 1,4 рази пі-

двищений вміст кінцевого продукту перекисного окиснення ліпідів МДА та знижена активність каталази (в 1,89 рази відносно контролю), що свідчить про активацію окиснювальних процесів в клітинах рослин за інфікування вірусною інфекцією.

Активність глутатіонпероксидази та аскорбатпероксидази у вірусінфікованих рослин практично не змінювалася відносно контролю (табл. 2).

Проте відзначене достовірне підвищення вмісту відновленого глутатіону та активності пероксидази в листках рослин пшениці за впливу вірусної інфекції. Це показує, що в тканинах рослин відбувається активація антиоксидантних процесів, спрямованих

на підтримання окиснювального гомеостазу в клітинах рослин за дії вірусної інфекції

Проведене нами дослідження активності PR-білків (активності хітинази та β -1,3-глюканази) у віру-

сифікованих рослин показало підвищення активності цих білків, що свідчить про активацію синтезу захисних білків за впливу ВСМП (рис. 2).

Таблиця 2

Вплив вірусної інфекції на окиснювальні та антиоксидантні процеси в листках озимої пшениці сорту Джулія (фаза колосіння)

| Варіант | Вміст МДА, $\mu\text{M}/\text{мг}$ білка | Активність каталази, од. акт./мг білка/хв | Активність пероксидази, од. акт./мг білка/сек 1×10^{-3} | Активність аскорбат-пероксидази, μM аскорбата/мг білка/хв | Активність глутатіон-пероксидази, мМ GSH/мг білка/хв | Вміст відновленого глутатіону, мМ/г |
|---------------------------|--|---|--|--|--|-------------------------------------|
| Здорові рослини /контроль | 1,34 \pm 0,02 | 496,7 \pm 1,5 | 0,37 \pm 0,01 | 21,0 \pm 0,3 | 0,119 \pm 0,002 | 2,86 \pm 0,03 |
| Інфіковані ВСМП рослини | 1,86 \pm 0,05 | 262,2 \pm 2,3 | 0,49 \pm 0,02 | 19,7 \pm 0,6 | 0,114 \pm 0,003 | 3,47 \pm 0,02 |

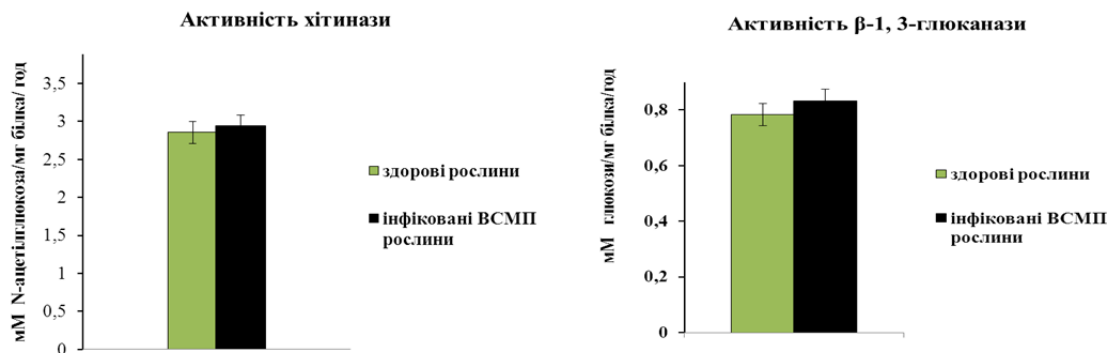


Рис. 2. Активність хітинази та β -1,3-глюканази в листках озимої пшениці сорту Джулія (фаза колосіння)

6. Обговорення результатів дослідження

Актуальність дослідження захисних реакцій рослин проти вірусів визначається їх взаємозв'язком з практичними задачами охорони рослин від вірусів. Вірусні хвороби знижують врожай сільськогосподарських культур та погіршують якість зерна. У боротьбі з вірусами значна увага приділяється інтегрованим заходам захисту, розробка яких, потребує вивчення механізмів і факторів вірусостійкості рослин. Важлива роль у формуванні захисних механізмів рослин проти збудників хвороб, в тому числі вірусів, належить біохімічним протекторним реакціям. Нашими дослідженнями було виявлено, що ураження рослин пшениці сорту Джулія вірусом смугастої мозаїки пшениці викликало зміни у функціонуванні фотосинтетичного апарату, зменшення вмісту загального білка в листках рослин у фазі колосіння, що підтверджує результати досліджень, отримані на інших сортах пшениці та культурах [1, 23,24]. Однак у вірусінфікованих рослин цього сорту було встановлено збільшення вмісту розчинних цукрів, флавоноїдів та активності хітинази і β -1,3-глюканази, що може мати важливу роль при формуванні захисних механізмів проти вірусної інфекції. Одержані результати показали, що ВСМП викликає також такі неспецифічні реакції рослинної клітини, як активування перекисного окиснення ліпідів, зниження деяких антиоксидантних ензимів (каталази). Накопичення продуктів ПОЛ може бути реакцією відгуку ро-

слин, спрямованою на обмеження розповсюдження вірусу в тканинах. Слід також відмітити активацію пероксидази, підвищення вмісту відновленого глутатіону клітин за ураження рослин ВСМП. Посилення окиснювальних процесів, зміни активності антиоксидантних ензимів та зростання вмісту глутатіону відмічалися в рослинах тютюну за ураження ВТМ [25]. Це свідчить про те, що виникнення вторинного оксидного стресу в інфікованих вірусом клітинах може мати протекторну роль та регулюватись балансом таких антиоксидантів як глутатіон, антиоксидантні ензими (пероксидаза, каталаза та ін.). Відновлений глутатіон виступає в цих процесах не тільки як антиоксидант, а й в якості захисного сигнального посередника [25].

Перспективи подальших досліджень. В подальших дослідженнях доцільно встановити взаємозв'язок між встановленими закономірностями зміни біохімічних показників в листках рослин та урожайністю різних сортів пшениці та стійкістю до вірусних хвороб.

На основі отриманих результатів будуть розроблені методичні рекомендації щодо профілактики фітовірусних захворювань в конкретних агрокліматичних умовах вирощування в Україні та добору сортів пшениці із господарсько-цінними ознаками та комплексною стійкістю (і до кліматичних умов довкілля, і до фітовірусних інфекцій), які будуть рекомендовані для впровадження у селекційну і сільськогосподарську практику.

7. Висновки

1. Одними із реакцій відгуку рослин пшениці на зараження вірусом смугастої мозаїки є порушення у функціонуванні фотосинтетичного апарату листків пшениці та зменшення вмісту білка. Показано, що в рослинах пшениці за ураження вірусною інфекцією відбувалося збільшення вмісту розчинних цукрів, флавоноїдів та активності хітинази і β -1,3-глюканаз, що може мати протекторне значення.

2. Виявлено, що вірус смугастої мозаїки пшениці викликає такі неспецифічні реакції рослинної клі-

тини, як активування процесів перекисного окиснення ліпідів, зниження активності деяких антиоксидантних ензимів (каталази та ін.). Встановлено, що активація пероксидази, підвищення вмісту відновленого глутатіону клітин, уражених ВСМП, є захисною реакцією рослин пшениці на вторинний оксидний стрес, яка спрямована на підтримання окиснювального гомеостазу в клітинах за ураження вірусною інфекцією.

Конфлікт інтересів

Відсутній

Література

1. Міщенко, Л. Т. (2009). Вірусні хвороби озимої пшениці. Київ: Фітосоціоцентр, 352.
2. Mishchenko, L., Dunich, A., Mishchenko, I., Berlizov, V., Petrenkova, V., Molchanets, O. (2017). Influence of climate change on wheat vireses variability in Ukraine. *Agriculture&Forestry*, 63 (4), 43–50. doi: <http://doi.org/10.17707/agricultfor-est.63.4.04>
3. Шакирова, Ф. М. (2001). Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 160.
4. Бабоша, А. В. (2008). Индуцибельные лектины и устойчивость растений к патогенным организмам и абиотическим стрессам. *Биохимия*, 73 (7), 1007–1022.
5. Jain, D., Khurana, J. P.; Singh, A., Singh, I. (Eds.) (2018). Role of pathogenesis-related (PR) proteins in plant defense mechanism. *Molecular Aspects of Plant-Pathogen Interaction*. Singapore: Springer, 265–281.
6. Van Loon, L. C., Rep, M., Pieterse, C. M. J. (2006). Significance of Inducible Defense-related Proteins in Infected Plants. *Annual Review of Phytopathology*, 44 (1), 135–162. doi: <http://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425>
7. Таран, Н. Ю., Оканенко, О. А., Бацманова, Л. М. (2004). Вторинний оксидний стрес як елемент загальної адаптивної відповіді рослин на дію несприятливих факторів довкілля. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*, 36 (1), 3–14.
8. Scandalios, J. G. (2005). Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 38 (7), 995–1014. doi: <http://doi.org/10.1590/s0100-879x2005000700003>
9. Колупаев, Ю. Е., Карпец, Ю. В. (2010). Участие растворимых углеводов и низкомолекулярных соединений азота в адаптивных реакциях растений. *Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия Биология*, 2 (20), 36–53.
10. Доспехов, Б. А. (1985). Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). Москва: Агропромиздат, 351.
11. Crowther, J. R. (1995). ELISA. Theory and practice. New York: Hamana Press, 223.
11. Ермакова, А. И. (Ред.) (1972). Методы биохимического исследования растений. Ленинград: Колос, 143–144.
12. Васюкова, А. Н. (2013). Изучение содержания суммы флавоноидов в семенах и проростках сои. *Сельскохозяйственные науки и агропромышленный комплекс*, 4, 9–13.
13. Стальная, И. Д. (1997). Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты. *Современные методы в биохимии*, 1, 66–68.
14. Гришко, В. Н., Сыщиков, Д. В. (2002). Метод определения восстановленной формы глутатиона в вегетативных органах растений. *Украинский биохимический журнал*, 24 (46), 123–124.
15. Ridge, I., Osborne, D. J. (1970). Hydroxyproline and Peroxidases in Cell Walls of *Pisum sativum*: Regulation by Ethylene. *Journal of Experimental Botany*, 21 (4), 843–856. doi: <http://doi.org/10.1093/jxb/21.4.843>
16. Королюк, М. А. (1988). Определение активности каталазы. *Лабораторное дело*, 1, 16–18.
17. Nakano, Y. (1981). Hydrogen peroxide is scavenger by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiol*, 22 (5), 867–880. doi: <http://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
18. Rotruck, J. T., Pope, A. L., Ganther, H. E., Swanson, A. B., Hafeman, D. G., Hoekstra, W. G. (1973). Selenium: Biochemical Role as a Component of Glutathione Peroxidase. *Science*, 179 (4073), 588–590. doi: <http://doi.org/10.1126/science.179.4073.588>
19. Mishchenko, L. T., Dunich, A. A., Mishchenko, I. A., Petrenkova, V. P., Mukha, T. I. (2018). Monitoring of economically important wheat viruses under weather conditions change in Ukraine and investigation of seed transmission of Wheat streak mosaic virus. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 24 (4), 660–669.
20. Mishchenko, L. T., Dunich, A. A., Skrypina, I. Y., Kozub, N. O. (2019). Phylogenetic analysis of two Ukrainian isolates of Wheat streak mosaic virus. *Biopolymers and Cell*, 35 (1), 64–77. doi: <http://doi.org/10.7124/bc.000997>
21. Міщенко, Л. Т., Решетник, Г. В., Тороп, В. В. (2010). Комплексна діагностика симптомів "багряних листків" озимої пшениці. *Вісник аграрної науки*, 4, 27–30.
22. Jabeen, A., Kiran, T. V., Subrahmanyam, D., Lakshmi, D. L., Bhagyanarayana, G., Krishnaveni, D. (2017). Variations in chlorophyll and carotenoid contents in tungro infected rice plants. *Journal of Research and Development*, 5 (1). Available at: <https://www.longdom.org/open-access/variations-in-chlorophyll-and-carotenoid-contents-in-tungro-infected-rice-plants-.pdf>
23. Кириченко, А. М. (2014). Вплив вірусу жовтої мозаїки квасолі на метаболізм фотосинтетичних пігментів, білків і вуглеводів у *Glycine soja* L. *Мікробіологічний журнал*, 76 (1), 47–52.
24. Hernández, J. A., Gullner, G., Clemente-Moreno, M. J., Künstler, A., Juhász, C., Díaz-Vivancos, P., Király, L. (2016). Oxidative stress and antioxidative responses in plant-virus interactions. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 94, 134–148. doi: <http://doi.org/10.1016/j.pmp.2015.09.001>

*Received date 20.09.2019**Accepted date 10.10.2019**Published date 30.12.2019*

Молодченкова Ольга Олегівна, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник, Селекційно-генетичний інститут, Національний центр насіннезнавства та сортовивчення, Овідіопольська дорога, 3, м. Одеса, Україна, 65036
E-mail: olgamolod@ukr.net

Міщенко Лідія Трохимівна, доктор біологічних наук, професор, ННЦ «Інститут біології та медицини» Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601
E-mail: lmishchenko@ukr.net

Дуніч Аліна Анатоліївна, науковий співробітник, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601
E-mail: korenevochka1983@ukr.net

Рищаківа Ольга Василівна, науковий співробітник, Селекційно-генетичний інститут, Національний центр насіннезнавства та сортовивчення, Овідіопольська дорога, 3, м. Одеса, Україна, 65036
E-mail: olyaspring@ukr.net

Безкровна Лідія Яківна, старший науковий співробітник, Селекційно-генетичний інститут-Національний центр насіннезнавства та сортовивчення, Овідіопольська дорога, 3, м. Одеса, Україна, 65036
E-mail: olgamolod@ukr.net

Фанін Ярослав Сергійович, аспірант, Селекційно-генетичний інститут, Національний центр насіннезнавства та сортовивчення, Овідіопольська дорога, 3, м. Одеса, Україна, 65036
E-mail: jaroslav-fanin@rambler.ru