

БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ РОСЛИН СОЇ ЗВИЧАЙНОЇ ЗА ІНФІКУВАННЯ ВІРУСОМ МОЗАЇКИ СОЇ

Фанін Ярослав Сергійович,

Ph.D., науковий співробітник, лабораторії біохімії рослин
Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-3129-7583>

Молодченкова Ольга Олегівна,

доктор біологічних наук, старший науковий співробітник,
завідувач лабораторії біохімії рослин
Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-2511-0866>

Міщенко Лідія Трохимівна,

доктор біологічних наук, професор
ННЦ «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-0697-6971>

Дуніч Аліна Анатоліївна,

кандидат біологічних наук, асистент кафедри вірусології,
ННЦ «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-9614-3441>

Міщенко Іван Анатолійович,

кандидат економічних наук, доцент
Національного університету біоресурсів і природокористування України
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-2919-8546>

Дашенко Анна Валеріївна,

кандидат сільськогосподарських наук,
кафедра фізіології, біохімії рослин та біоенергетики
Національного університету біоресурсів і природокористування України
ORCID ID: <https://orcid.org/0009-0000-9943-0710>

Січкач Вячеслав Іванович,

доктор біологічних наук, професор,
завідувач відділу селекції, генетики та насінництва бобових культур
Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-0581-5068>

Лаврова Галина Дмитрівна,

кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник відділу селекції,
генетики та насінництва бобових культур.
Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-3086-6572>

У роботі представлено результати комплексного дослідження впливу вірусу мозаїки сої (ВМС) на біохімічні показники рослин сої української селекції. Актуальність теми зумовлена суттєвими втратами врожаю цієї культури внаслідок інфекції, що може сягати 50–70%, а також недостатнім рівнем знань про біохімічні механізми формування захисних реакцій у рослин-хазяїв. Розкриття цих механізмів має ключове значення для селекції та підвищення імунітету сої проти вірусів.

Об'єктом дослідження були здорові та інфіковані ВМС рослини сортів 'Аврора', 'Аріадна', 'Васильківська', 'Зміна', 'Еврідика', 'Серенада', 'Сяйво', 'Одеситка', 'Таврія', 'Фенікс'. Оцінювали вміст загального білка, розчин-

них цукрів, флавоноїдів, хлорофілів а і b, каротиноїдів, а також активність нейтральної протеази та інгібітора трипсину.

Отримані результати засвідчили, що вірусна інфекція спричиняє комплексні зміни метаболізму: зниження вмісту білка та хлорофілів, що відображає пригнічення фотосинтетичної активності, поряд із підвищенням рівня розчинних цукрів у частини сортів. Водночас виявлено тенденцію до накопичення флавоноїдів і варіабельні зміни у вмісті каротиноїдів, що може свідчити про активацію антиоксидантних та адаптивних механізмів у відповідь на стрес. Характер реакцій відрізнявся між сортами: деякі ('Васильківська', 'Фенікс') продемонстрували більш виражене зростання захисних метаболітів, тоді як інші ('Еврідика', 'Одеситка') виявили більшу вразливість.

Таким чином, результати доводять, що ВМС істотно трансформує білковий, вуглеводний та пігментний обмін у рослин сої, а сортові відмінності реакцій вказують на перспективність використання окремих генотипів у селекції на стійкість до вірусних хвороб. Отримані дані є важливими для глибшого розуміння біохімічних механізмів стійкості та розробки практичних заходів захисту посівів сої.

Ключові слова: соя, вірус мозаїки сої; протеїн; інгібітор трипсину; протеази; біохімічні показники; стійкість рослин.

Fanin Yaroslav, Molodchenkova Olha, Mishchenko Lidiia, Dunich Alina, Mishchenko Ivan, Dashchenko Anna, Sichkar Viacheslav, Lavrova Halyna. Biochemical indicators of common soybean plants infected with soybean mosaic virus

This study presents the results of a comprehensive analysis of the impact of soybean mosaic virus (SMV) infection on the biochemical parameters of soybean plants of Ukrainian breeding. The relevance of the research is determined by the considerable yield losses caused by SMV, which can reach 50–70%, as well as by the insufficient knowledge of the biochemical mechanisms underlying the host–pathogen interactions. Elucidating these mechanisms is crucial for the development of breeding strategies aimed at increasing soybean resistance to viral diseases.

The objects of the study were healthy and SMV-infected plants of soybean cultivars 'Avrora', 'Ariadna', 'Vasylkivska', 'Zmina', 'Evridika', 'Serenada', 'Sayvo', 'Odesytka', 'Tavriya', and 'Fenix'. The evaluation included total protein content, soluble sugars, flavonoids, chlorophyll a and b, carotenoids, as well as the activity of neutral protease and trypsin inhibitor.

The results showed that viral infection induced complex metabolic changes: a significant reduction in protein and chlorophyll content, reflecting the suppression of photosynthetic activity, accompanied by an increase in soluble sugars in some cultivars. At the same time, a tendency towards flavonoid accumulation and variable changes in carotenoid content were observed, indicating the activation of antioxidant and adaptive mechanisms in response to stress. The nature of responses differed among cultivars: some ('Vasylkivska', 'Fenix') demonstrated more pronounced accumulation of protective metabolites, while others ('Evridika', 'Odesytka') exhibited higher susceptibility.

Thus, the findings demonstrate that SMV significantly alters protein, carbohydrate, and pigment metabolism in soybean plants, with cultivar-specific responses highlighting the potential of certain genotypes for breeding resistant varieties. These data provide important insights into the biochemical mechanisms of resistance and can be applied in the development of practical strategies for crop protection.

Key words: *Glycine max L., soybean mosaic virus; protein; trypsin inhibitor; proteases; biochemical indicators; plant resistance.*

Вступ. Несприятливі чинники навколишнього середовища є одними з найважливіших факторів, що впливають на урожайність та якість зерна бобових культур, зокрема сої (*Glycine max* L.). У зв'язку з цим застосування різних агротехнічних, селекційних та біотехнологічних підходів до підвищення стійкості рослин до стресів різної природи є одним із ключових завдань аграрної науки.

Різне зниження урожайності бобових культур у несприятливі роки пов'язане не лише з дією екологічних факторів, а й зі зростанням поширеності вірусних інфекцій, що розвиваються на фоні послаблення імунної активності рослинного організму. Встановлено, що незбалансоване живлення, різкі коливання погодних умов, а також низький рівень хімічного захисту послаблюють імунітет рослин і сприяють поширенню вірусних хвороб [1].

Здатність рослин чинити опір несприятливим умовам середовища, зберігаючи життєздатність, значною мірою залежить від активності захисних і пристосувальних механізмів [2]. Адаптаційна здатність та стійкість рослин зумовлені генетичними особливостями й реалізуються у процесі онтогенезу. Значну роль у цьому відіграють біохімічні системи захисту, зокрема індукція синтезу стресових білків, зміни в роботі фер-

ментативних систем, підвищення рівня фітогормонів стресу, активація сигнальних шляхів тощо.

Складовими основних чинників, які лімітують реалізацію продуктивності бобових культур, зокрема сої, є вірусні хвороби. Відомо, що соя схильна до ураження багатьма вірусами, такими як вірус мозаїки сої (ВМС, soybean mosaic virus), вірус мозаїки люцерни (ВМЛ, alfalfa mosaic virus), вірус жовтої мозаїки квасолі (ВЖМК, bean yellow mosaic virus) та ін. [3-5]. Найбільш шкочинним для сої є ВМС. Зниження врожаю при ураженні ВМС складає від 8 до 50-70% [6,7].

Дослідження біохімічних реакцій рослин за умов інфікування вірусами, вказують на важливу роль білкового обміну в забезпеченні фітостійкості. Показано, що серед типових відповідей рослин на вірусну інфекцію є зміна вмісту білків (структурних і ферментативно активних), зростання активності лектинів, збереження активності протеїназ на рівні контрольних (здорових) рослин тощо [8, 9]. У відповідь на вірусну інфекцію в рослинах індукується синтез PR-білків [10].

До потенційно активних компонентів імунітету рослин належать також інгібітори протеаз. Хоча ці речовини відіграють захисну роль, надмірна їх кількість у харчових продуктах може знижувати поживну цінність, оскільки порушує нормальне перетравлення

білків. До інгібіторів протеаз належать інгібітори трипсину та хімотрипсину – природні захисні сполуки, притаманні соєвим бобам, що забезпечують захист від шкідників (птахів, гризунів) і мікроорганізмів. У сирих бобах сої наявні два основні інгібітори протеаз: інгібітор Кунитца та інгібітор Баумана–Бірка, причому останній є більш стійким до дії температури, лугів та кислот. У загальному вмісті сирі сої ці інгібітори становлять приблизно 1,4% і 0,6% відповідно.

Віруси, такі як ВМС, викликають комплексні біохімічні відгуки рослин-хазяїв, зокрема індукцію захисних реакцій, зміну в рівні протеаз та протеазних інгібіторів. Протеазні інгібітори, включно з інгібітором Баумана–Бірка, можуть відігравати подвійну захисну роль: як частини білково-резервної системи насіння, так і як елементи протекторних механізмів, особливо імунної реакції-відгуку [11].

Одним із механізмів, через які вірус може змінювати протеазну активність, є активність вірусного білка 6K1. Наприклад, під час інфекції вірус мозаїки ріпи (turnip mosaic virus, TuMV), білок 6K1 пригнічує активність рослинних протеаз, що може сприяти накопиченню вірусних білків та системній інфекції. Отже вірусні білки (наприклад 6K1) можуть пригнічувати активність рослинних протеаз, що дозволяє вірусу обійти захисні механізми хазяїна. Протеазні інгібітори сої, особливо інгібітор Баумана–Бірка, мають потенціал як компонент антивірусної відповіді, завдяки здатності ініціювати інтерферонові сигнальні шляхи – хоч наразі цей ефект продемонстровано не безпосередньо у сої, а в інших системах [12].

Мета роботи. Метою даного дослідження було оцінити вплив вірусної інфекції на біохімічні протекторні реакції в рослинах сої.

Матеріали та методи. Дослідження проводилися на листках 2-х верхніх ярусів рослин сої звичайної (*Glycine max* L.) сортів 'Аврора', 'Аріадна', 'Васильківська', 'Зміна', 'Еврідика', 'Серенада', 'Сяйво', 'Одеситка', 'Таврія', 'Фенікс' – всі сорти походження селекції Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення (СГП – НЦНС), у фазі цвітіння. Усі польові досліді закладали згідно з загальноприйнятими методиками за [13].

Ідентифікацію вірусів здійснювали за допомогою імуноферментного аналізу (подвійний сендвіч-варіант) із використанням комерційних тест-систем до ВМС від компанії Loewe (Німеччина) згідно рекомендацій виробника, у трьох повторностях. До аналізу були включені також контролі: позитивний та негативний, що являють собою зразки листків рослин сої, що містять шуканий вірус та зразки здорових рослин, відповідно. Результати ферментативної реакції реєстрували на рідері Termo Labsystems Opsis MR (США) при довжині хвилі 405 нм. Зразок, оптична густина якого перевищувала значення негативного контролю щонайменше у три рази, вважався за позитивний.

Вміст білка визначали методом К'ельдаля з використанням аналізатора білка/азоту Kjeltac Auto 1030. Загальний вміст флавоноїдів визначали за методикою [14].

Активність нейтральної протеази визначали за допомогою реактива Фоліна за приростом в надосадовій рідині продуктів гідролізу 2%-казеїну (pH 6,0), що не осідають при додаванні 5% трихлороцтової кислоти (ТХО). Активність ензимів виражали в нанокаталах на 1 кг ліофільно висушеної маси проростків. За 1 нанокатал приймали кількість ензиму, що каталізує утворення 1 наномоля тирозину за 1 с інкубації [15]. Активність інгібіторів протеолітичних ферментів визначали за зменшенням швидкості гідролізу синтетичного субстрату БАПА (N- α -бензоїл-dl-аргінін-4-нітроанілід) ензимом в присутності інгібітора [16]. Інгібіторну активність виражали в грамах інактивованого ензиму на 1 кг ліофілізованого матеріалу. Концентрацію білка в екстрактах визначали за методом Лоурі [17]. Визначення вмісту цукрів проводили антроновим методом [18]. Вміст хлорофілів a, b та каротиноїдів визначали спектрофотометричним методом за загальноприйнятою методикою [19].

Експериментальні дослідження проводили у трикратній біологічній повторності для кожного сорту та у трикратній аналітичній повторності.

Дані опрацьовували методом варіаційної статистики з використанням програмного забезпечення LibreOffice Calc (GNU Lesser General Public License). Для оцінки достовірності різниць між варіантами застосовували парний t-тест Ст'юдента. Результати вважали статистично значущими при рівні ймовірності $p \leq 0,05$.

Результати і обговорення. Згідно проекту № 2023.03/0244 «Механізми стійкості економічно важливих культур до вірусних хвороб за умов воєнного стану і глобального потепління» конкурсу «Передова наука в Україні» за другим етапом – був проведений скринінг сортів на наявність біохімічних і молекулярних маркерів генетичної стійкості до циркулюючих ізолятів вірусів. За цим етапом було проведено обстеження посівів сої у 2025 році в умовах Одеської області засвідчили наявність симптомів вірусної інфекції, які є типовими для ураження ВМС, а саме мозаїки на листках та деформації листових пластинок (рис. 1).

Результати імуноферментного аналізу (ІФА) підтвердили, що рослини дійсно інфіковані ВМС (рис. 2).

Наступним етапом дослідження було вивчення вмісту білка у листках інфікованих ВМС рослин сої. Результати показали, що у фазі цвітіння в листках інфікованих рослин вміст білка знижувався на 10,8% (у відносних одиницях) порівняно зі здоровими рослинами (рис. 3). В середньому вміст білка у здорових рослин становив 16,40%, тоді як у інфікованих – 14,79%. Проведений парний t-тест показав, що зниження було статистично значущим ($t = 3,46$, $p = 0,007$). Це свідчить, що вірусна інфекція призводила до помітного зменшення даного параметра у більшості сортів, що може бути наслідком порушення метаболічних процесів і зниження фізіологічної активності тканин, що узгоджуються з даними, наведеними в літературі [20, 21].

Наступним етапом дослідження було вивчення вмісту хлорофілу a та b, розчинних цукрів і флавоноїдів

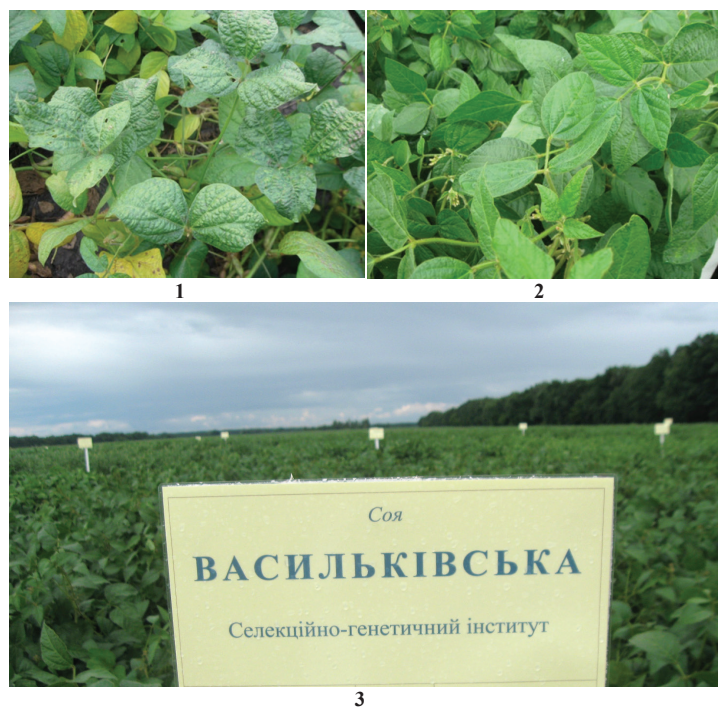


Рис. 1. Рослини сої сорту сої Васильківська: 1 – інфіковані ВМС; 2,3 – здорові

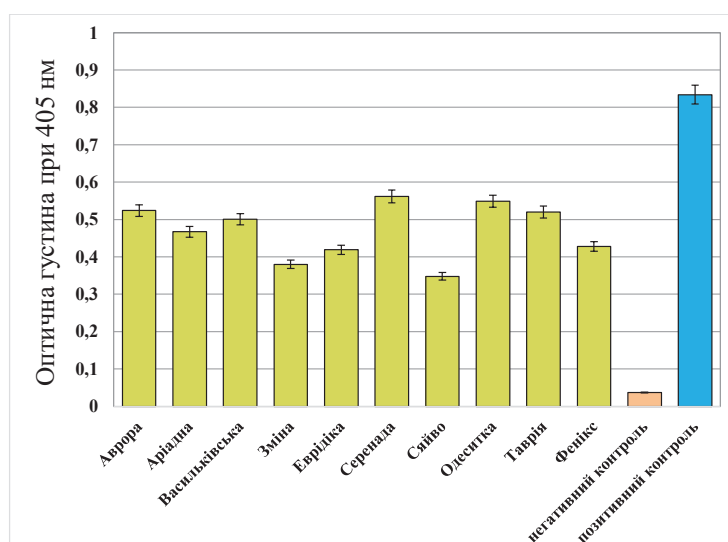


Рис. 2. Вміст антигенів ВМС у листках рослин сої різних сортів із симптомами мозаїки та деформації за результатами ІФА

дів у листках інфікованих ВМС рослин сої. Також було виявлено значне зменшення вмісту хлорофілу *a* (на 69,1%). У здорових рослин середній вміст хлорофілу *a* становив 97,06 мг/100 г, тоді як у інфікованих – лише 39,67 мг/100 г (рис. 4-5). Вміст хлорофілу *b* також зменшився на 65,0%, при середньому значенні у здорових рослин 70,26 мг/100 г, а у хворих – 42,56 мг/100 г. Проведені дослідження показали, що у фазі цвітіння вміст каротиноїдів у вірусінфікованих рослин знижувався на 30,7% (рис. 6). Середній вміст каротиноїдів у листках здорових рослин становив 126,5 мг/100 г, тоді як у інфікованих – 96,8 мг/100 г.

Важливу роль в адаптаційних процесах рослин за дії несприятливих чинників різної природи відіграють цукри та флавоноїди [1,22]. Отримані результати показали, що ураження вірусною інфекцією супроводжувалося зниженням вмісту цукрів на 7,8%, а вмісту флавоноїдів – на 3,1% у середньому порівняно зі здоровими рослинами (табл. 1).

Однак, на відміну від попередніх результатів, за цими показниками спостерігалася варіативність: у деяких сортів вміст цукрів і флавоноїдів був вищим у інфікованих рослин, ніж у контрольних. Відомо, що зниження відтоку асимілятів із хлоропластів і листка

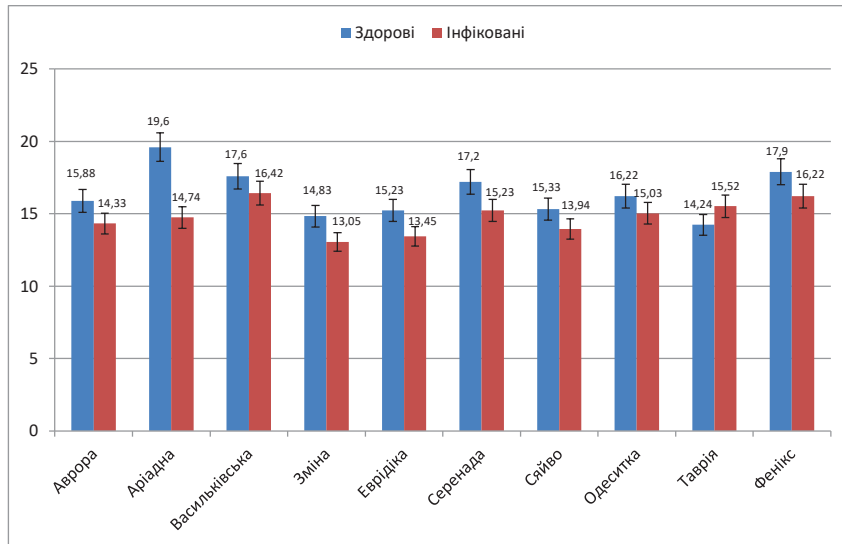


Рис. 3. Вплив ВМС на вміст білка в листках рослин сої різних сортів, %

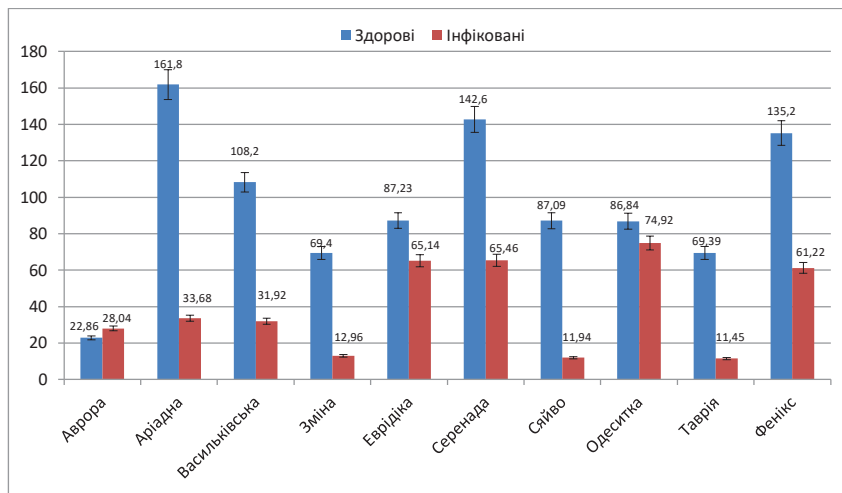


Рис. 4. Вплив вірусної інфекції на вміст хлорофілу *a* в листках рослин сої різних сортів, мг/100 г

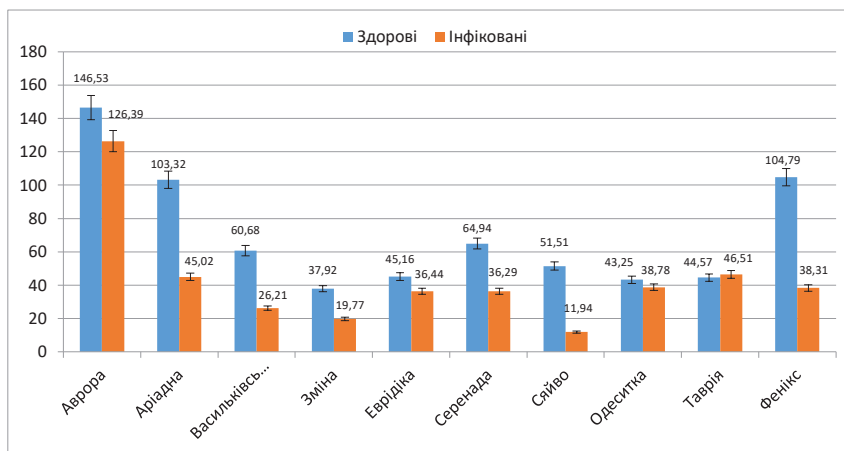


Рис. 5. Вплив вірусної інфекції на вміст хлорофілу *b* в листках рослин сої різних сортів, мг/100 г

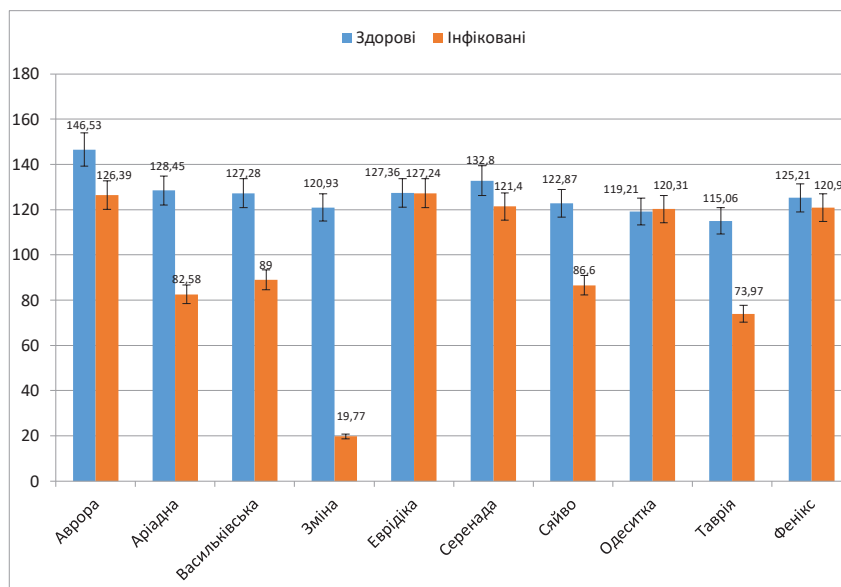


Рис. 6. Вплив вірусної інфекції на вміст каротиноїдів в листках рослин сої різних сортів, мг/100 г

в цілому може призводити до накопичення цукрів у фотосинтезуючих органах. Такий процес, з одного боку, здатний пригнічувати фотосинтез за механізмом зворотного зв'язку, але з іншого – може мати захисне (протекторне) значення [23].

Середні значення активності інгібітора трипсину в листках сої склали $1,215 \pm 0,34$ мг/г у здорових рослин та $0,93 \pm 0,22$ мг/г у інфікованих ВМС. Парний t-тест ($t = 0,323$; $p = 0,754$) показав відсутність статистично значущої різниці між групами, що свідчить про високу варіабельність реакції різних генотипів на вірусну інфекцію (рис. 7).

З наукової літератури відомо, що активність інгібіторів протеаз у рослинах може як зростати, так і знижуватися в залежності від типу патогена, інтенсивності інфекційного процесу та генетичних особливостей сорту [24]. Для бобових, зокрема сої, інгібітори трипсину відіграють роль у формуванні неспецифічної резистентності, зменшуючи деградацію білків рослини під дією протеаз патогену. Отримані дані підтверджу-

ють, що в умовах вірусного ураження у частини сортів (наприклад, 'Зміна', 'Еввідіка') активність інгібіторів навіть зростає, що може бути елементом адаптивної відповіді, тоді як в інших (наприклад, 'Аріадна', 'Аврора') спостерігається зниження (рис. 7).

У подальших дослідженнях було проаналізовано активність нейтральної протеази у листках рослин сої. Отримані результати показали, що активність нейтральної протеази була значно вищою у вірусінфікованих рослин – на 79,9% порівняно зі здоровими. Зокрема, середня активність нейтральної протеази у листках здорових рослин становила 330,0 нкат/кг, тоді як у інфікованих – 593,78 нкат/кг.

Аналогічні зміни спостерігалися і при розрахунку питомої активності нейтральної протеази. У здорових рослин середній показник становив 1495,7 нкат/г білка, тоді як у інфікованих – 2411,14 нкат/г білка (табл. 2). Таким чином, при інфікуванні активність питомої активності нейтральної протеази зростала на 61,2%.

Таблиця 1

Вплив вірусної інфекції на вміст цукрів та флавоноїдів, в листках рослин сої (фаза цвітіння).

Сорт	Вміст цукрів, %		Вміст флавоноїдів, мг/г	
	Здорові	Інфіковані	Здорові	Інфіковані
Аврора	$6,62 \pm 0,37$	$6,20 \pm 0,05$	$2,19 \pm 0,01$	$1,45 \pm 0,05$
Аріадна	$7,45 \pm 0,35$	$6,80 \pm 0,27$	$1,44 \pm 0,03$	$2,00 \pm 0,02$
Васильківська	$8,41 \pm 0,22$	$7,62 \pm 0,05$	$1,36 \pm 0,03$	$1,51 \pm 0,02$
Зміна	$8,61 \pm 0,28$	$8,61 \pm 0,34$	$1,51 \pm 0,02$	$1,76 \pm 0,05$
Еввідіка	$7,51 \pm 0,04$	$8,11 \pm 0,34$	$1,66 \pm 0,02$	$1,53 \pm 0,03$
Серенада	$8,21 \pm 0,18$	$7,40 \pm 0,03$	$1,47 \pm 0,03$	$1,30 \pm 0,01$
Сяйво	$7,37 \pm 0,37$	$7,92 \pm 0,51$	$1,56 \pm 0,01$	$1,27 \pm 0,03$
Одеситка	$9,12 \pm 0,26$	$8,18 \pm 0,14$	$1,86 \pm 0,04$	$1,85 \pm 0,03$
Таврія	$12,49 \pm 0,05$	$9,96 \pm 0,18$	$1,63 \pm 0,02$	$1,54 \pm 0,02$
Фенікс	$8,52 \pm 0,05$	$7,40 \pm 0,11$	$1,55 \pm 0,03$	$1,57 \pm 0,01$
Середнє	$8,43 \pm 0,51$	$7,82 \pm 0,32$	$1,62 \pm 0,07$	$1,57 \pm 0,07$

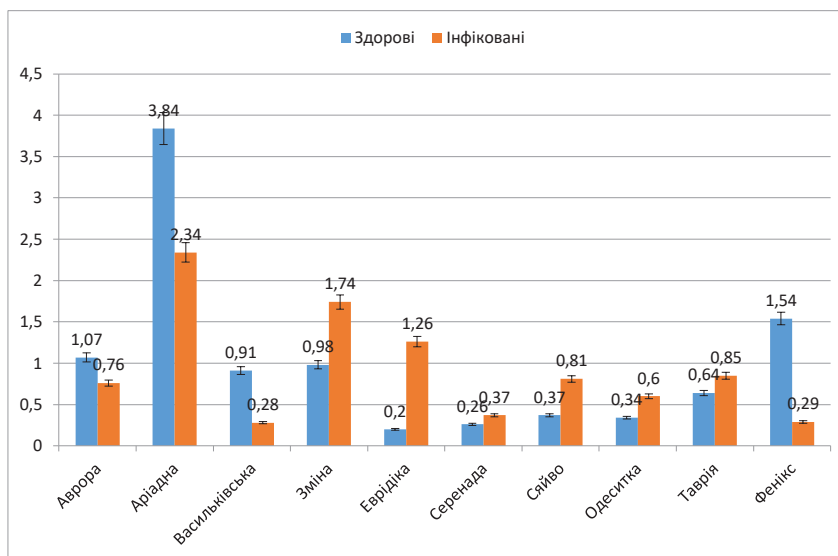


Рис. 7. Вплив вірусної інфекції на активність інгібітору трипсину в листках рослин сої різних сортів, мг/г

Таким чином, вірусна інфекція призводила до достовірного підвищення активності нейтральної протеази у всіх досліджених сортів сої: середнє значення для здорових рослин становило 330,01 н-кат/кг, тоді як для інфікованих – 593,78 н-кат/кг ($t = -6,17$, $p < 0,001$). Розрахований показник питомої активності нейтральної протеази демонстрував чітке зростання при інфекції (1495,7 проти 2411,14 нкат/г білка; $t = -4,79$, $p < 0,001$). Це свідчить про активацію протеолітичних процесів як однієї з біохімічних протекторних реакцій рослин на вірусне ураження.

Результати дослідження співвідношення активності нейтральної протеази до активності інгібітора трипсину показали суттєві відмінності між здоровими та інфікованими генотипами сої. У середньому цей показник у здорових рослин становив 721,9, тоді як у інфікованих – 996,7. Хоча середні значення демонструють тенденцію до зростання після інфекції, проведений парний t-тест показав, що різниця статистично незначуща ($t = 0,80$, $p = 0,45$). Це свідчить про наявність високої варіабельності реакцій серед сортів, що узгоджується з літературними даними, які вказують на генотип-специфічний характер біохімічних реакцій-відгуку рослин на вірусні інфекції [25].

Аналіз індивідуальних сортів показав наступні закономірності. Так, у сортів 'Аврора', 'Аріадна', 'Васильківська', 'Зміна', 'Серенада', 'Таврія' та 'Фенікс' спостерігалось значне підвищення співвідношення активності нейтральної протеази/активності інгібітора трипсину за інфікування ВМС. Найбільший приріст співвідношення зафіксовано у сортів 'Васильківська' (з 343,6 до 2495,2) та 'Фенікс' (з 172,8 до 1703,7), що свідчить про різке посилення протеазної активності відносно інгібіторів (рис.8). Це може вказувати на формування захисної реакції-відгуку шляхом мобілізації протеолітичних ферментів.

Натомість у сортів 'Еврідіка' та 'Одеситка' спостерігалось зниження співвідношення після інфекції (з 2358,4 до 444,3 та з 1178,9 до 787,8 відповідно), що

може свідчити про пригнічення протеазної активності вірусом. Подібні механізми описані для білка 6K1 вірусу мозаїки ріпи, який блокує активність рослинних протеаз для полегшення реплікації вірусу. З іншого боку, є дані про те, що інгібітори протеаз беруть участь у формуванні стійкості деяких рослин як це було, наприклад, показано для інгібітора аспарагінової протеази *STAPI5* у рослинах картоплі та його участі у регуляції захисних генів проти Y-вірусу картоплі [24].

Таким чином, підвищення співвідношення активності нейтральної протеази/активності інгібітора трипсину у відповідь на вірусну інфекцію можна розглядати як можливий індикатор стійкості рослин сої, тоді як його зниження може свідчити про сприйнятливості до патогену. Відомо, що протеази з різних родин беруть участь майже на кожному етапі становлення імунітету рослин, починаючи зі зустрічі з патогеном в апопласті та закінчуючи їх участю в SAR (системній набутій стійкості) [25].

Перспективи подальших досліджень. У подальших дослідженнях доцільно встановити взаємозв'язок між виявленими закономірностями змін біохімічних показників у листках рослин та урожайністю різних сортів сої, а також їх стійкістю до вірусних хвороб. На основі отриманих результатів планується розробка методичних рекомендацій щодо профілактики фітовірусних захворювань з урахуванням специфіки агрокліматичних умов вирощування в Україні.

Крім того, результати досліджень слугуватимуть основою для добору сортів сої з господарсько-цінними ознаками та комплексною стійкістю – як до несприятливих кліматичних умов, так і до вірусних інфекцій. Такі сорти рекомендовано для впровадження у селекційну практику та подальше використання в сільському господарстві.

Висновки. Ураження рослин сої вірусом мозаїки сої (ВМС) супроводжується порушенням роботи фотосинтетичного апарату, зниженням вмісту хлорофілів

Активність нейтральної протеази в листках здорових і уражених ВМС рослинах сої.

Сорт	Активність нейтральної протеази н-кат/кг	Вміст білка, г/г сухої маси	Питома активність нейтральної протеази, нкат/г білка
Здорові рослини			
Аврора	212,51±21,3	0,2586±0,003	821,77±128,0
Аріадна	464,41±34,4	0,2192±0,004	2118,66±238,1
Васильківська	312,66±29,3	0,2145±0,009	1499,58±145,9
Зміна	189,82±12,3	0,2192±0,011	865,97±102,9
Еврідіка	471,67±30,2	0,2350±0,009	2007,11±211,8
Серенада	325,25±26,9	0,1892±0,012	1719,08±122,0
Сяйво	329,01±27,2	0,2003±0,005	1642,59±118,9
Одеситка	400,83±32,1	0,2326±0,003	1723,26±95,9
Таврія	327,81±28,5	0,2160±0,004	1517,64±127,0
Фенікс	266,16±31,3	0,2555±0,006	1041,72±132,9
Середнє	330,01±30,0	0,224±0,007	1495,7±142,6
Інфіковані рослини			
Аврора	713,00±32,3	0,3174±0,011	2246,38±129,3
Аріадна	669,94±34,5	0,2887±0,012	2320,54±94,4
Васильківська	698,65±28,9	0,2067±0,014	3380,02±89,4
Зміна	533,51±36,2	0,2127±0,009	2508,28±145,3
Еврідіка	559,88±38,2	0,2604±0,008	2150,08±165,3
Серенада	557,48±39,2	0,1895±0,008	2940,85±156,9
Сяйво	698,65±25,6	0,3437±0,013	2032,73±167,3
Одеситка	472,70±21,5	0,1878±0,017	2517,04±121,1
Таврія	539,95±24,9	0,2490±0,016	2168,47±102,3
Фенікс	494,07±28,5	0,2594±0,019	1846,99±112,2
Середнє	593,78±28,9	0,252±0,017	2411,1±143,9

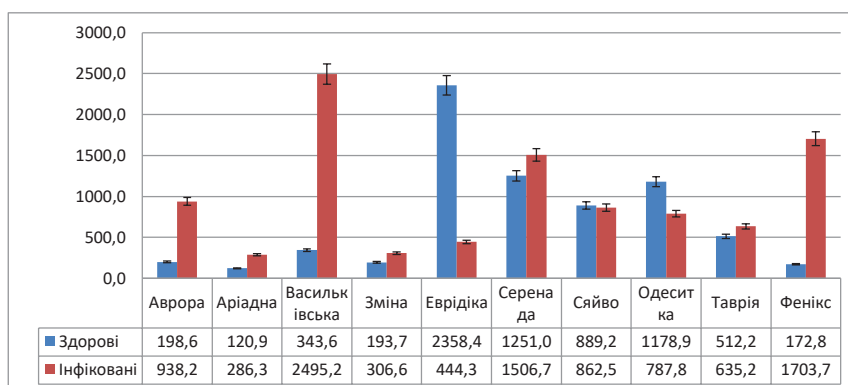


Рис. 8. Співвідношення активності нейтральної протеази до активності інгібітора трипсину у здорових та інфікованих ВМС рослинах сої різних сортів

та білка в листках, а також значними змінами у вмісті флавоноїдів та розчинних цукрів. Це свідчить про глибоку перебудову метаболізму під впливом інфекції.

Дослідження показали, що між сортами існують суттєві відмінності у реакції на інфекцію. У низки сортів ('Васильківська', 'Фенікс') виявлено підвищене співвідношення активності нейтральної протеази до інгібітора трипсину, що може розглядатися як ознака потенційної стійкості. Натомість у сортів 'Еврідіка' та 'Одеситка' цей показник знижувався, що свідчить про вищу чутливість до вірусної інфекції.

Важливою практичною цінністю є виявлення сортів з більш стійкими ознаками біохімічної від-

повіді, що дозволяє використовувати їх як джерела для селекції та адаптації виробництва до умов поширення вірусних хвороб. Отримані результати підтверджують необхідність урахування біохімічних маркерів (вміст хлорофілів, флавоноїдів, активність протеаз та інгібіторів) при відборі сортів, здатних забезпечувати стабільну врожайність у стресових умовах.

Робота виконана за фінансової підтримки НФДУ. Проект № 2023.03/0244 «Механізми стійкості економічно важливих культур до вірусних хвороб за умов воєнного стану і глобального потепління» конкурсу «Передова наука в Україні».

Література:

1. Міщенко Л.Т. Вірусні хвороби озимої пшениці. Київ : Фітосоціоцентр, 2009. 352 с.
2. Mishchenko L., Dunich A., Mishchenko I., Berlizov V., Petrenkova V., Molchanets O. Influence of climate change on wheat viruses variability in Ukraine. *Agriculture & Forestry*. 2017. Vol. 63, No. 4. P. 43–50. <https://doi.org/10.17707/agricultforest.63.4.04>.
3. Irvin M.E., Schultz G.A. Soybean mosaic virus. *FAO Plant Protection Bulletin*. 1981. Vol. 29. P. 41–55.
4. Naghavi A., Habibi M.K., Firouzabadi F.N. Detection and identification of some soybean viral mosaic viruses using molecular techniques in Lorestan Province, South West of Iran. *Asian Journal of Plant Science*. 2008. Vol. 7. P. 557–562.
5. Strömvik M.V., Latour F., Archambault A., Vodkin L.O. Identification and phylogenetic analysis of sequences of Bean pod mottle virus, Soybean mosaic virus, and Cowpea chlorotic mottle virus in expressed sequence tag data from soybean. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2006. Vol. 28. P. 1–12.
6. Usovsky M., Chen P., Li D., Wang A., Shi A., Zheng C., Shakiba E., Lee D., Vieira C.C., Lee Y.C., Wu C., Cervantez I., Dong D. Decades of genetic research on Soybean mosaic virus resistance in soybean. *Frontiers in Microbiology*. 2022. Vol. 13. P. 1122. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1122>.
7. Farmer E.E., Ryan C.A. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1990. Vol. 87, No. 19. P. 7713–7716. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.19.7713>.
8. Jain D., Khurana J.P., Singh A., Singh I. (Eds.). Role of pathogenesis-related (PR) proteins in plant defense mechanism. In: *Molecular Aspects of Plant-Pathogen Interaction*. Singapore : Springer, 2018. P. 265–280. https://doi.org/10.1007/978-981-10-7371-7_13.
9. Hernández J.A., Gullner G., Clemente-Moreno M.J., Künstler A., Juhász C., Díaz-Vivancos P., Király L. Oxidative stress and antioxidative responses in plant–virus interactions. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2016. Vol. 94. P. 134–148. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2015.09.001>.
10. Кириченко А.М. Вплив вірусу жовтої мозаїки квасолі на метаболізм фотосинтетичних пігментів, білків і вуглеводів у Glycine soja L. *Мікробіологічний журнал*. 2014. Т. 76, № 1. С. 47–52.
11. Mao C., Shan S., Huang Y., Jiang C., Zhang H., Li Y., Chen J., Wei Z., Sun Z. The hypervariable N-terminal of soybean mosaic virus P1 protein influences its pathogenicity and host defense responses. *Phytopathology Research*. 2022. Vol. 4. Article 10. <https://doi.org/10.1186/s42483-022-00115-3>.
12. Bera S., Arena G.D., Ray S., Flannigan S., Casteel C.L. The potyviral protein 6K1 reduces plant proteases activity during Turnip mosaic virus infection. *Viruses*. 2022. Vol. 14, No. 6. P. 1341. <https://doi.org/10.3390/v14061341>.
13. Determination of the total nitrogen content of hard, semihard, and processed cheese by the Kjeldahl method (Collaborative Study). *Journal of AOAC International*. 2004. Vol. 87, No. 2. P. 396–406.
14. Єщенко, В. О., Копитко, П. Г., Опришко, В. П. Основи наукових досліджень в агрономії / за ред. В. О. Єщенко. – Київ : Дія, 2005. – 288 с.
15. Breite A. G., Dwulet F. E., McCarthy R. C. Tissue dissociation enzyme neutral protease assessment. *Transplantation Proceedings*. 2010. Vol. 42, No. 6. P. 2052–2054. <https://doi.org/10.1016/j.transproceed.2010.05.118>.
16. Liu K. Soybean trypsin inhibitor assay: further improvement of the standard method approved and reapproved by American Oil Chemists Society and American Association of Cereal Chemists International. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 2019. Vol. 96. P. 635–645. <https://doi.org/10.1002/aocs.12273>.
17. Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*. 1951. Vol. 193, No. 1. P. 265–275.
18. Hedge, J. E., & Hofreiter, B. T. Carbohydrate chemistry. In Whistler, R. L. & Be Miller, J. N. (Eds.) *Methods in Carbohydrate Chemistry*. New York: Academic Press, 1962. P. 17–22.
19. Ritchie, R. J. Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents. *Photosynthesis Research*. 2006. Vol. 89, No. 1. P. 27–41. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11120-006-9065-9>.
20. Mishchenko L.T., Dunich A.A., Skrypkin I.Y., Kozub N.O. Phylogenetic analysis of two Ukrainian isolates of Wheat streak mosaic virus. *Biopolymers and Cell*. 2019. Vol. 35, No. 1. P. 64–77. <https://doi.org/10.7124/bc.000997>.
21. Campos R.E., Bejerman N., Nome C., Laguna I., Rodriguez P.P. Bean Yellow mosaic virus in soybean from Argentina. *Journal of Phytopathology*. 2014. Vol. 162. P. 222–325.
22. Mishchenko L.T., Dunich A.A., Shevchenko T.P., Budzanivska I.G., Polischuk V.P., Andriychuk O.M., Molchanets O.V., Antipov I.O. Detection of soybean mosaic virus in some left-bank forest-steppe regions of Ukraine. *Мікробіологічний журнал*. 2017. Т. 79, № 3. С. 3–14.
23. Zakaryan H., Arabyan E. , Oo A. , Zandi K. Flavonoids: promising natural compounds against viral infections. *Arch Virol*. 2017. Vol. 162. P.2539–2551.
24. Osmani, Z., Sabet, M.S. & Nakahara, K.S. (2022). Aspartic protease inhibitor enhances resistance to potato virus Y and A in transgenic potato plants. *BMC Plant Biol* 22, 241. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03596-8>.
25. Misas-Villamil, J.C., van der Hoorn, R.A., Doehlemann, G. (2016). Papain-like cysteine proteases as hubs in plant immunity. *New Phytol.* 212, 902–907.

References:

1. Mishchenko, L. T. (2009). *Virusni khvoroby ozymoi pshenytsi* [Viral diseases of winter wheat]. Kyiv: Fitosotsiotsentr. 352 p. [in Ukrainian].
2. Mishchenko, L., Dunich, A., Mishchenko, I., Berlizov, V., Petrenkova, V., & Molchanets, O. (2017). Influence of climate change on wheat viruses variability in Ukraine. *Agriculture & Forestry*, 63(4), 43–50. <https://doi.org/10.17707/agricultforest.63.4.04>

3. Irvin, M. E., & Schultz, G. A. (1981). Soybean mosaic virus. *FAO Plant Protection Bulletin*, 29, 41–55.
4. Naghavi, A., Habibi, M. K., & Firouzabadi, F. N. (2008). Detection and identification of some soybean viral mosaic viruses using molecular techniques in Lorestan Province, South West of Iran. *Asian Journal of Plant Science*, 7, 557–562.
5. Strömvik, M. V., Latour, F., Archambault, A., & Vodkin, L. O. (2006). Identification and phylogenetic analysis of sequences of Bean pod mottle virus, Soybean mosaic virus, and Cowpea chlorotic mottle virus in expressed sequence tag data from soybean. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 28, 1–12.
6. Usovsky, M., Chen, P., Li, D., Wang, A., Shi, A., Zheng, C., Shakiba, E., Lee, D., Vieira, C. C., Lee, Y. C., Wu, C., Cervantez, I., & Dong, D. (2022). Decades of genetic research on Soybean mosaic virus resistance in soybean. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1122. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1122>
7. Farmer, E. E., & Ryan, C. A. (1990). Interplant communication: Airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(19), 7713–7716. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.19.7713>
8. Jain, D., Khurana, J. P., Singh, A., & Singh, I. (Eds.). (2018). Role of pathogenesis-related (PR) proteins in plant defense mechanism. In *Molecular Aspects of Plant-Pathogen Interaction* (pp. 265–280). Singapore: Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-7371-7_13
9. 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. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2015.09.001>
10. Kyrychenko, A. M. (2014). Vplyv virusu zhovtoi mozaiky kvasoli na metabolizm fotosyntetychnykh pigmentiv, bilkiv i vuhlevodiv u *Glycine soja* L. [Effect of bean yellow mosaic virus on metabolism of photosynthetic pigments, proteins and carbohydrates in *Glycine soja* L.]. *Mikrobiolohichnyi zhurnal*, 76(1), 47–52. [in Ukrainian].
11. Mao, C., Shan, S., Huang, Y., Jiang, C., Zhang, H., Li, Y., Chen, J., Wei, Z., & Sun, Z. (2022). The hypervariable N-terminal of soybean mosaic virus P1 protein influences its pathogenicity and host defense responses. *Phytopathology Research*, 4, Article 10. <https://doi.org/10.1186/s42483-022-00115-3>
12. Bera, S., Arena, G. D., Ray, S., Flannigan, S., & Casteel, C. L. (2022). The potyviral protein 6K1 reduces plant proteases activity during Turnip mosaic virus infection. *Viruses*, 14(6), 1341. <https://doi.org/10.3390/v14061341>
13. Determination of the total nitrogen content of hard, semihard, and processed cheese by the Kjeldahl method (Collaborative Study). (2004). *Journal of AOAC International*, 87(2), 396–406.
14. Yeshchenko, V. O., Kopytko, P. H., & Opyrshko, V. P. (2005). Osnovy naukovykh doslidzhen v agronomii [Fundamentals of scientific research in agronomy] (V. O. Yeshchenko, Ed.). Kyiv: Diia. 288 p. [in Ukrainian].
15. Breite, A. G., Dwulet, F. E., & McCarthy, R. C. (2010). Tissue dissociation enzyme neutral protease assessment. *Transplantation Proceedings*, 42(6), 2052–2054. <https://doi.org/10.1016/j.transproceed.2010.05.118>
16. Liu, K. (2019). Soybean trypsin inhibitor assay: Further improvement of the standard method approved and reapproved by American Oil Chemists Society and American Association of Cereal Chemists International. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 96(3), 635–645. <https://doi.org/10.1002/aocs.12273>
17. Lowry, O. H., Rosebrough, N. J., Farr, A. L., & Randall, R. J. (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 193(1), 265–275.
18. Hedge, J. E., & Hofreiter, B. T. (1962). Carbohydrate chemistry. In R. L. Whistler & J. N. Be Miller (Eds.), *Methods in Carbohydrate Chemistry* (pp. 17–22). Academic Press.
19. Ritchie, R. J. (2006). Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents. *Photosynthesis Research*, 89(1), 27–41. <https://doi.org/10.1007/s11120-006-9065-9>
20. Mishchenko, L. T., Dunich, A. A., Skrypka, I. Y., & Kozub, N. O. (2019). Phylogenetic analysis of two Ukrainian isolates of Wheat streak mosaic virus. *Biopolymers and Cell*, 35(1), 64–77. <https://doi.org/10.7124/bc.000997>
21. Campos, R. E., Bejerman, N., Nome, C., Laguna, I., & Rodriguer, P. P. (2014). Bean Yellow mosaic virus in soybean from Argentina. *Journal of Phytopathology*, 162, 222–325.
22. Mishchenko, L. T., Dunich, A. A., Shevchenko, T. P., Budzanivska, I. G., Polischuk, V. P., Andriychuk, O. M., Molchanets, O. V., & Antipov, I. O. (2017). Detection of soybean mosaic virus in some left-bank forest-steppe regions of Ukraine. *Mikrobiolohichnyi zhurnal*, 79(3), 3–14. [in Ukrainian].
23. Zakaryan, H., Arabyan, E., Oo, A., & Zandi, K. (2017). Flavonoids: promising natural compounds against viral infections. *Arch Virol*, 162, 2539–2551.
24. Osmani, Z., Sabet, M.S. & Nakahara, K.S. (2022). Aspartic protease inhibitor enhances resistance to potato virus Y and A in transgenic potato plants. *BMC Plant Biol* 22, 241. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03596-8>
25. Misas-Villamil, J.C., van der Hoorn, R.A., Doehlemann, G. (2016). Papain-like cysteine proteases as hubs in plant immunity. *New Phytol.* 212, 902–907.

Дата першого надходження рукопису до видання: 26.08.2025

Дата прийнятого до друку рукопису після рецензування: 30.09.2025

Дата публікації: 31.10.2025