

for prevention. EPMA Journal, 5 (1), 2. doi: 10.1186/1878-5085-5-2

12. Oida, K., Nakai, T., Hayashi, T. (1984). Plasma lipoproteins of monosodium glutamate-induced obese rats. International journal of obesity, 8 (5), 385–391.

13. Stricker-Krongrad, A., Beck, B. (2004). Up-regulation of Neuropeptide Y Receptors in the Hypothalamus of Monosodium Glutamate-lesioned Sprague-Dawley Rats.

Nutritional Neuroscience, 7 (4), 241–245. doi: 10.1080/10284150412331281040

14. Kovacs, M., Kineman, R. D., Schally, A. V., Flerko, B. (2001). Increase in mRNA concentrations of pituitary receptors for growth hormone-releasing hormone and growth hormone secretagogues after neonatal monosodium glutamate treatment. Journal of Neuroendocrinology, 12 (4), 335–341. doi: 10.1046/j.1365-2826.2000.00458.x

Дата надходження рукопису 07.10.2016

Конопельнюк Вікторія Василівна, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, НДЛ «Фізико-хімічної біології», відділення експериментальної біології, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський Національний Університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: konopelnyuk@rambler.ru

Прибытько Ірина Юрївна, кандидат біологічних наук, науковий співробітник, НДЛ «Фармакології і експериментальної патології», відділення експериментальної біології, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський Національний Університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: iprybytko@gmail.com

Цирюк Олена Іванівна, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський Національний Університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: tsyryuk@mail.ru

Фалалєєва Тетяна Михайлівна, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник, завідувач кафедри, кафедра фундаментальної медицини, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський Національний Університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: tfalalyejeva@mail.ru

УДК 578.864/578.32

НАСІННЄВА ПЕРЕДАЧА ВІРУСУ МОЗАЇКИ СОЇ ТА ЙОГО ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ

© Л. Т. Міщенко, В. П. Поліщук, О. В. Молчанець, А. А. Дуніч

Вперше виявлено та досліджено властивості полтавських ізолятів вірусу мозаїки сої. Встановлено низький ступінь насінневої передачі виділених ізолятів. Філогенетичний аналіз нуклеотидних послідовностей ділянки гена капсидного білка полтавського ізоляту вірусу мозаїки сої виявив 100 % рівень спорідненості із низкою азійських, європейських, американських і польських ізолятів. Отримані нами результати філогенетичного аналізу не виявили чіткої кореляції між генетичною диференціацією та географічною ознакою походження ВМС

Ключові слова: *Glycine max*, вірус мозаїки сої, насіннева інфекція, філогенетичний аналіз

For the first time the properties of isolates from Poltava region of Soybean mosaic virus were investigated. Low level of seed transmission of these isolates was revealed. Phylogenetic analysis of the nucleotide sequence of the capsid protein gene part of Soybean mosaic virus showed a 100 % level of phylogenetic relatedness with Chinese, Iranian, American, and Polish isolates. No clear correlation between genetic differentiation and geographical origin of SMV was showed

Keywords: *Glycine max*, Soybean mosaic virus, seed infection, phylogenetic analysis

1. Вступ

Соя (*Glycine max* (L.) Merrill) має рідкісне поєднання білковості та олійності з цінними вітамінами, зольними й біологічно активними сполуками, що й робить її стратегічною культурою XXI століття. Одночасно соя значно поліпшує родючість ґрунту. Розміщення у сівозміні пшениці озимої після сої дозволяє

зменшити використання азотних добрив у кілька разів. В експорті сої наша країна посідає шосте місце і у найближчі роки посіви сої в Україні перевищать рубіж 2 млн. га. Проте валовий збір зерна сої, як і його якість, можуть суттєво знижуватись через ураження посівів різними фітопатогенами. Відомо понад 30 грибних, 10 бактеріальних та близько 67 вірусних фітопа-

тогенів сої. Зазначимо, що 27 вірусів здатні репродукуватися в рослинах сої і тому становлять особливу загрозу. Інфікування рослин сої вірусом мозаїки сої (ВМС) призводить до значних втрат врожаю – від 8 % до 50 % у природних умовах [1] та навіть до 100 % – у випадках епіфитотій [2]. ВМС-інфекція може викликати зміни у біохімічному складі насіння, знижувати життєздатність сходів та характеризується специфічною плямистістю. Перше повідомлення про ВМС на Україні було у 1938 році. Пізніше цей вірус було виявлено на полях сої у східних і південних областях, циркуляція його на території Правобережжя нашої країни зафіксовано і у 2012 році [3, 4].

2. Літературний огляд

З розвитком сучасних підходів, що базуються на сиквенуванні геномів, можливо досліджувати нуклеотидні послідовності геномів вірусів рослин, і математично достовірно встановлювати їх ступінь спорідненості, роблячи висновки про їх еволюцію. Такий підхід дає можливість прогнозувати ризик виникнення вірусного захворювання в певному регіоні та можливість мати генбанк послідовностей найбільш шкодочинних і поширених вірусів.

Сьогодні не існує єдиної класифікації штамів вірусу мозаїки сої. Нині ідентифіковано численні його штами, які розрізняються за індукцією симптомів на сортах сої, векторами передачі і антигенними властивостями. Відповідно до реакції різних сортів сої на ураження ВМС, його ізоляти розділено на різні штами. Так, у Сполучених Штатах з використанням двох чутливих і шести стійких сортів сої, успішно класифіковано 98 ізолятів SMV і сім штамів, а саме G1 – G7 [5]. Та ж диференціальна система була використана в Кореї, де ідентифікували ще декілька штамів SMV, таких як G5H, G6H і G7H [6]. В Японії ізоляти SMV були остаточно розділені на п'ять штамів (від А до Е) [7]. У Китаї були використані різні набори сортів сої в якості диференціаторів, а ізоляти SMV були остаточно розділені на 21 штаму (від SC1 до SC21) [8].

Зважаючи на те, що ВМС є патогеном, який ефективно розповсюджується за допомогою попелиць та може передаватися насінням (1–65 % залежно від ізоляту), контроль за ним та вирощування безвірусного насіння є складною задачею. Важливо відзначити той факт, що у випадку змішаної інфекції ВМС з іншими вірусними патогенами, наприклад, з *Bean pod mottle virus*, *Alfalfa mosaic virus*, *Tobacco ringspot virus* [4, 9], *Bean yellow mosaic virus* [3], спостерігається їх синергічна взаємодія, яка виявляється в посиленні симптомів хвороби та максимальному зниженні зернової продуктивності рослин.

Саме тому, найбільш результативними та дієвими заходами по захисту рослин від вірусних хвороб, які переривають циркуляцію вірусів у культурі сої і значно знижують їх шкодочинність, є своєчасна точна діагностика вірусних захворювань, на основі результатів якої у подальшому можливим є створення стійких сортів та використання безвірусного насіння.

3. Мета та задачі дослідження

Метою дослідження було ідентифікувати віруси, які уражують сою в Полтавській області, визна-

чити ступінь насінневої передачі вірусів та встановити штамову приналежність ізолятів вірусів.

Для досягнення поставленої мети були вирішені наступні задачі:

1. Обстежити посіви сої в умовах Полтавської області на наявність симптомів, характерних для вірусних захворювань.

2. Провести ідентифікацію виявлених вірусів методом ІФА.

3. Дослідити властивості виявлених ізолятів вірусів (симптоматика розвитку вірусної інфекції, морфологічні ознаки виявлених ізолятів вірусів).

4. Визначити ступінь насінневої передачі вірусів.

5. На основі літературних даних визначити «маркерні» послідовності геномів ізолятів визначених вірусів та розробити олігонуклеотидні проби.

6. Для встановлення штамової приналежності виявлених ізолятів вірусів отримати сіквенси маркерних ділянок вірусних геномів та провести їх філогенетичний аналіз.

4. Матеріали і методи досліджень

Насіння та рослинні зразки із симптомами захворювання вірусної етіології на посівах сої відбирали у Полтавській області.

Морфологію вірусних часток вивчали методом електронної мікроскопії (ЕМ). Негативне контрастування проводили 2 % розчином фосфорно-вольфрамової кислоти протягом 2 хв [10]. Препарати досліджували за допомогою електронних мікроскопів JEM 1230, 1400 (JEOL, Японія).

Ідентифікацію вірусів здійснювали за допомогою твердофазного імуоферментного аналізу (сендвіч-варіант ІФА) з використанням комерційних тест-систем до вірусів: *Soybean mosaic virus* (SMV), *Bean yellow mosaic virus* (BYMV), *Alfalfa mosaic virus*, AMV (фірма LOEWE, Німеччина). Результати реакції реєстрували на рідері Thermo Labsystems 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].

Виділення сумарної РНК проводили за стандартною методикою з використанням комерційного набору Genomic DNA purification kit (Thermo Scientific, USA). Аналіз тотальної РНК, отриманої в результаті виділення зі зразків рослин проводили за допомогою електрофорезу 1,5 %-му агарозному гелі, у якості барвника застосовували розчин бромистого етидію в концентрації 0,5 мкг/мл.

Зворотньо-транскрипційну полімеразну ланцюгову реакцію проводили за допомогою ампліфікатора (Genetic research instrumentation LTD, Велика Британія) із використанням комерційного набору реактивів Qiagen one Step RT-PCR kit+Q-solution (Qiagen, США). Для ампліфікації (194 п.н.) ділянки гену капсидного білка ВМС використовували специфічні олігонуклеотидні праймери:

– SMV1 (5' tgcagcagaagcttaccattga 3');

– SMV2 (5' tggtaactcccagagagctg 3').

Місця відпалу праймерів відмічали на прикладі нуклеотидної послідовності ізоляту, який занесе-

ний до генетичного банку даних під номером доступу GU015011.1.

Режим ампліфікації: 95 °С – 15хв, 95 °С – 30 с, 56 °С – 30 с, 72 °С – 1 хв, 72 °С – 5 хв. Аналіз продуктів ПЛР-ампліфікації проводили за допомогою електрофорезу 1,5 %-му агарозному гелі, використовуючи маркер ДНК (Gene Ruler Plus 100 bp, Fermentas) [12].

Продукти ампліфікації (кДНК) очищали за допомогою набору реактивів High Pure PCR Product Purification Kit (Roche Applied Science, Німеччина). Сиквенування очищених ампліфікованих фрагментів проводили на аналізаторі Applied Biosystems 3730x1 DNA Analyzer з використанням Big Dye terminators, version 3.1 (Applied Biosystems, США).

Ідентифікацію та порівняння отриманої послідовності із послідовностями ізолятів ВМС із Генбанку проводили за допомогою BLAST-аналізу (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Філогенетичний аналіз здійснювали за допомогою програмного пакету MEGA 7. Філогенетичне дерево конструювали методом максимальної правдоподібності (maximum likelihood, ML). Для перевірки достовірності побудованих дерев застосовували бутстреп-тест з 1000 бутстреп реплікаціями.

Статистичний аналіз експериментальних даних проводили за параметричними критеріями нормального розподілу варіант, стандартне відхилення середніх значень – за загальноприйнятою методикою з використанням комп'ютерної програми управління базами даних MS EXCEL 2000.

5. Результати та їх обговорення

Для забезпечення одержання високих врожаїв сої необхідно проводити щорічний моніторинг посівів сої та контроль за посівним матеріалом, вільним від різних фітопатогенів, включаючи й віруси. При обстеженні посівів сої у Полтавській області восени 2015 р. ми спостерігали на рослинах симптоми, характерні для вірусної інфекції, а саме: зморшкватості листової поверхні, чітко вираженого темно-зеленого здуття між жилками, подібного до намистин, деформацію листків.

Методом ІФА встановлено, що 48 % протестованих зразків уражені вірусом мозаїки сої. Це перше повідомлення про виявлення на Лівобережній Україні цього вірусу. Результати аналізу показали відсутність ко-інфекції ВМС із ВУМВ і АМВ у всіх досліджених зразках.

Крім того, ми звернули увагу на різноманітні плямистості вже зібраного насіння. Нами було проаналізовано 23 зразки різних сортів насіння сої на ураження їх вірусами. Відомо, що однією з ознак насінневої інфекції бобових рослин, зокрема, сої, є поява специфічної плямистості насінин [4, 13]. Є повідомлення, що не пігментоване насіння може бути інфіковане ВМС. При обстеженні посівів сої у Полтавській обл. восени 2015 р. ми звернули увагу на різноманітні плямистості вже зібраного насіння. Проведені вірусологічні дослідження (ІФА, ЕМ, візуальна симптоматика) на проростках і висіяних з насіння, яке зіб-

ране з уражених вірусними хворобами рослин показали, що різноманітна забарвленість насіння не завжди свідчить про його інфікованість вірусами. В наших лабораторних і польових дослідженнях виявлено насінневу інфекцію вірусу мозаїки сої (SMV) в сортах Кубань, Кордоба, Кано і Терек. Інші два віруси ВУМВ і АМВ, що зустрічаються в Правобережній Україні [3, 4] нами не було виявлено ні в рослинах ані в насінні.

На рослинах сої сорту Кано відмічено специфічні симптоми вірусу мозаїки сої у фазі сходів (рис. 1, а) та на перших етапах розвитку рослин: легкої мозаїки листової поверхні, відставання в рості (рис. 1, б). В процесі вегетації симптоми розвивалися інтенсивніше на деяких варіантах цього ж сорту і ставали досить суворими: відмічено зморшкватість, пухирчатість, деформацію та темно-зелені здуття між листовими жилками, специфічні для ВМС (рис. 1, в). Вказані симптоми відмічали, починаючи з перших нижніх справжніх (не сім'ядольних!) листків сої. Вони вперше описані нами в [14]. Наявність вірусу у цих рослинах була підтверджена методом трансмісійної електронної мікроскопії, а саме: виявлено ниткоподібні вірусні частки розміром 650–780 та 810×13 – 17 нм, які характерні для потівірусів (рис. 1, г). Раніше ми також детектували лише ВМС в рослинах сої [15].

Більшість насінин мали різну ступінь пігментації (рис. 2, а–г). Лише сорти Султана і Устя не мали плямистостей, окрім специфічного темно-коричневого рубчика. Результати ІФА не виявили антигенів ВМС. Для прикладу, насіння сорту Медок – плямисте, але вірусних антигенів не було виявлено (рис. 2, а). Однак, дещо подібні специфічні плямистості (рис. 2, в), відмічали в роботах [4, 13].

Зібране з уражених рослин насіння (рис. 2, в) характеризувалося різноманітними плямистостями. Це насіння було висіяне в лабораторних умовах та проаналізоване протягом всього вегетаційного періоду на наявність можливої передачі вірусів насінням. У результаті нами не відмічено специфічних симптомів ВМС-інфекції та не виявлено вірусних антигенів у рослинах сої сортів Медок та у варіанті із сумішшю насіння різних сортів. Це може свідчити, що плямистість не завжди є вірусної етіології, а може бути сортовою ознакою, або наслідком ураження грибними чи бактеріальними інфекціями [16].

На відміну, у деяких рослинах сортів Кано, Кордоба, Терек і Кубань, вирощених із плямистого вірусінфікованого насіння, виявлено антигени ВМС, що свідчить про невисокий ступінь насінневої передачі виявлених ізолятів ВМС. Можливо, незначний відсоток такого шляху передачі ВМС пояснюється тим, що вірусні антигени можуть локалізуватись в насінневій шкірці і потрапляють у сім'ядолі, але у подальшому не транспортуються у справжні трійчасті листки.

Таким чином, з 23-х проаналізованих на вірусну інфекцію сортів сої ми виявили лише у п'яти сортозразках насінневу інфекцію (сорт Кубань, Кордоба, Кано, Терек та селекційний номерний зразок 17).

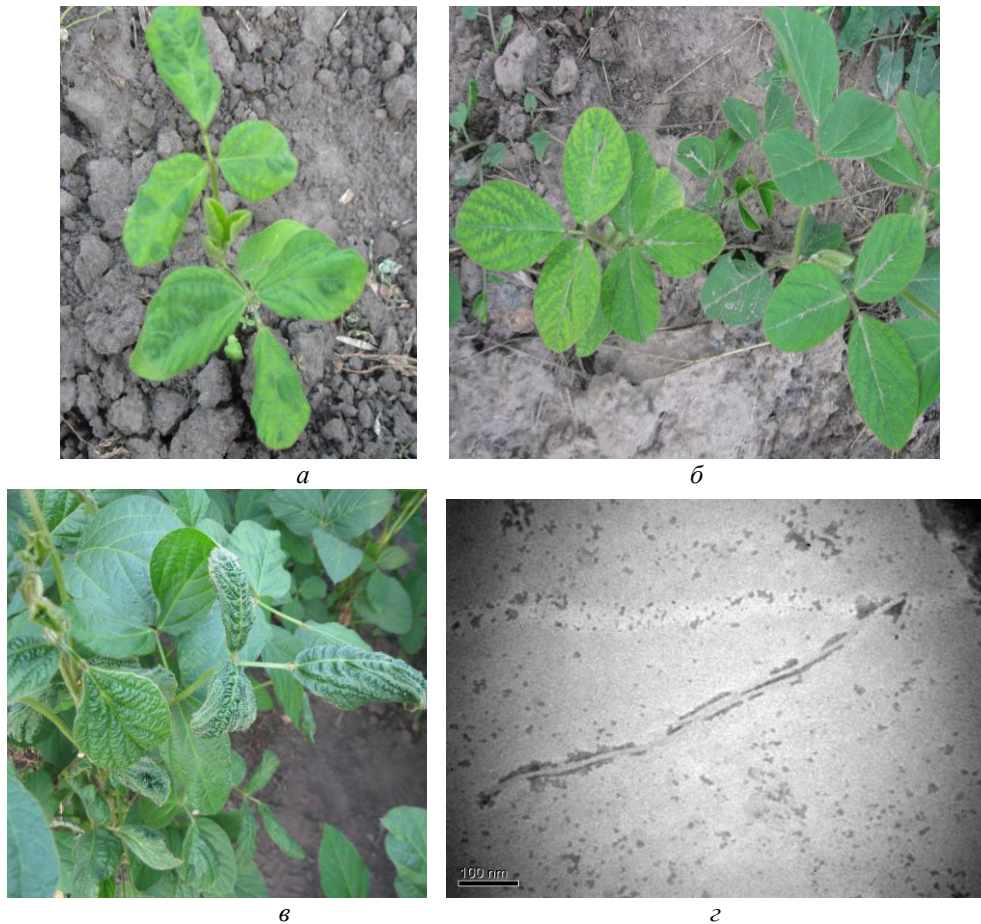


Рис. 1. Симптоми ВМС (насіннева вірусна інфекція) в Полтавській обл. на рослинах сої сорту Кано, доби після посіву: *а* – 26; *б* – 42; *в* – 65; *г* – електроннограма віріонів, JEM-1230



Рис. 2. Зразки насіння сої: *а* – сорт Медок, (безвірусне), *б* – сорт Кано, (містить ВМС), *в* – суміш сортів, без вірусного ураження, *г* – Кубань (містить ВМС), Полтавська обл.

Зразки насіння цих сортів були піддані біологічному тестуванню, використовуючи рослини-індикатори, зокрема, і *Datura metel* L. та подальшу передачу вірусу на здорові рослини сої (рис. 3).



а



б

Рис. 3. Біологічне тестування (тріада Коха):
а – некротична реакція рослин *Datura metel* L. на механічну інокуляцію інфекційним соком рослин сої;
б – симптоми характерної пухирчатості на рослинах сої, уражених соком із *Datura metel*

Після інокуляції на рослинах-індикаторах (*Datura metel* L.) було виявлено некрози різних розмірів у великій кількості, що свідчить про інфекційну природу вказаних симптомів сої.

Виділений ізолят із Полтавської області, названий нами Pol-17, ми порівнювали з ізолятами та штамми ВМС, описаними раніше в літературі. При постановці ЗТ-ПЛР ми отримали амплікон у 194 п. н., що свідчило про присутність у зразку вірусу мозайки сої.

Філогенетичний аналіз нуклеотидних послідовностей ділянки гену капсидного білка (положення 9505–9649 п. н.) досліджуваного ізоляту із Полтавської області (Pol-17) із 36-ма ізолятами і штамми цього вірусу показав його гомологію у 100 % із низкою азійських, європейських та американських ізолятів.

Як видно із філогенетичного дерева (рис. 4), ізолят Pol-17 увійшов до одного кластеру та має спільне походження із китайськими ізолятами HB-S19, HB-S23, HB-S27, SX-Z, XFQ014, ChS, іранськими, а також із польським ізолятом M і американським штамом 452, що свідчить про їх спільне походження.

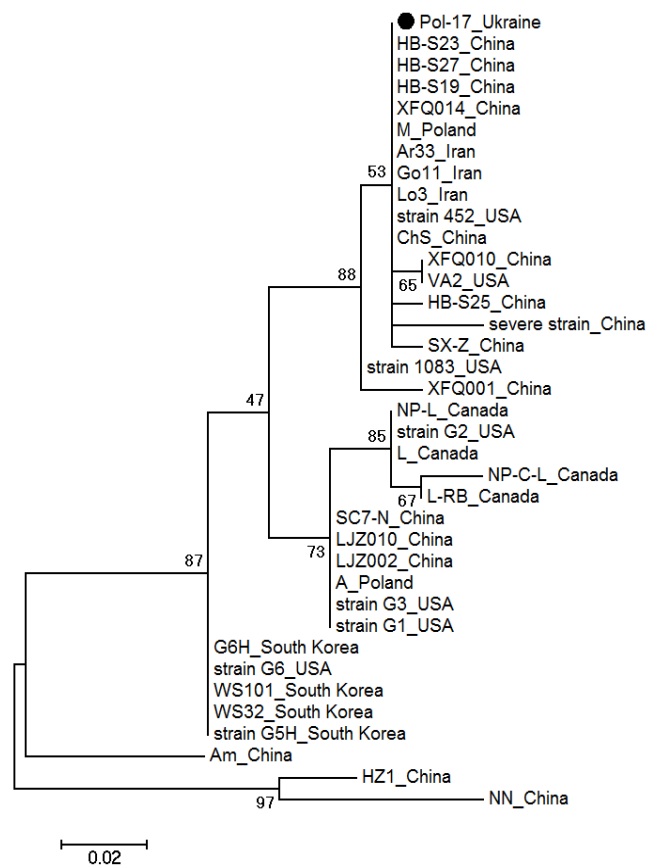


Рис. 4. Філогенетичне дерево, побудоване за нуклеотидними послідовностями ділянки гену капсидного білка українського ізолята Pol-17 та ізолятів з інших країн методом максимальної правдоподібності (ML) із застосуванням моделі Джукса-Кантора

Топологія дерева, отриманого нами за нуклеотидними послідовностями ділянки гена капсидного білка, виявилася досить подібною до такої, нещодавно описаною для повнорозмірних геномів даних ізолятів ВМС [17]. За цією класифікацією 83 ізоляти були розподілені на чотири клади – I–IV. Згідно неї, наш ізолят, який має відсоток гомології з китайським

ізолятом XFQ014 100 %, входить до кладу IV, разом із іранськими ізолятами Ar33, Go11, Lo3, канадськими ізолятами L, L-RB, NP-C-L, NP-L.

Філогенетичний аналіз ізоляту ВМС, виділеного із лівобережжя України, проведено нами вперше. Раніше Sherepitzko et al. виділили ВМС із сої на правобережній частині країни (Вінницька обл.) та встановили, що за нуклеотидними та відповідними амінокислотними послідовностями гену СР український ізолят UA1Gr мав 100 % філогенетичну спорідненість з американським ізолятом VA2 та увійшов з ним до одного кластеру зі штамом G2 [18]. На відміну, досліджуваний ізолят Pol-17 із вказаним ізолятом VA2 мав нижчу гомологію – 99,3 %, що свідчить про деякі відмінності у нуклеотидних послідовностях українських ізолятів. Проте включити український ізолят UA1Gr до нашого аналізу не вдалося, оскільки досліджувані нами ділянки гену СР не переक्रиваються.

Отримані нами результати філогенетичного аналізу, як і дані багатьох інших авторів [6, 18–20], не виявили чіткої кореляції між генетичною диференціацією та географічною ознакою походження, що можна пояснити описаними для ВМС процесами рекомбінації між різними його штамми.

Так, Seo et al. [6], проаналізувавши 44 ізоляти і штами ВМС, не виявили чітких ключів для класифікації популяції цього вірусу згідно географічного походження. В загальному вони розділили на дві географічні субпопуляції – Далекосхідна Азія і Північна Америка. Соя походить з Східної Азії і культивується вже декілька тисяч років, тому нещодавно було висунуто припущення, що ВМС, як і власне соя, походить із Південно-Східної Азії, коли він дивергував від WMV близько 1500 років тому, та потім дивергував до рослин сої і *Pinellia* 1000 років тому [21]. Однак, у Північній Америці соя вперше інтродукована у 1765 році та набула широкого там поширення на початку двадцятого століття. Так як соя є природним хазяїном ВМС на полях, історія вірусу у Північній Америці скоріше за все схожа до історії поширення сої [6]. Порівняння нуклеотидного різноманіття між та всередині популяції також вказує на невелику генетичну диференціацію між двома географічними субпопуляціями. Тому, ймовірно, декілька різновидів послідовностей до сих пір акумулюються у ВМС-популяції у Північній Америці, що говорить про відсутність великого генетичного дрейфу у ній. З іншої сторони, вплив людського фактору у вигляді торгівлі насінням сої, ураженого ВМС, або відносно нещодавнє поширення вірусу із країн Азії у світовому масштабі може бути причиною філогенетичної неузгодженості розподілу на географічні кластери [6].

Як показують дослідження, ці ізоляти мають досить високий ступінь гомології між собою, найбільш суттєва різниця виявлена між штамми з Далекосхідної Азії і Північної Америки, що дало змогу розділити їх на дві великі географічні субпопуляції. Варто відмітити, що деякі автори говорять про більш високу генетичну варіабельність ізолятів із Китаю, різноманітність симптомів та суворість хвороби, ніж у північноамериканських ізолятів, що може бути пов'язане з набагато давнішим культиву-

ванням сої в Китаї (більше 2 тис. років), а відтак і довшим часом для еволюції штамів ВМС у цьому регіоні.

6. Висновки

1. Моніторинг посівів сої у 2015–2016 рр. виявив ураження рослин ВМС та відсутність вірусів жовтої мозаїки квасолі та мозаїки люцерни.

2. Виявлено незначний відсоток насінневого шляху передачі ВМС, що пояснюється властивістю досліджуваних ізолятів, а також локалізацією вірусних антигенів у насінневій шкірці і потраплянні у сім'ядолі, але у подальшому вірус не транспортується у справжні трійчасті листки.

3. Встановлено, що плямистість насіння не завжди є вірусної етіології, а може бути сортовою ознакою, або наслідком ураження грибними чи бактеріальними інфекціями.

4. Виявлено та досліджено деякі властивості полтавських ізолятів вірусу мозаїки сої.

5. Філогенетичний аналіз нуклеотидних послідовностей ділянки гена капсидного білка вірусу мозаїки сої виявив 100 % рівень філогенетичного спорідненості між репрезентативним українським ізолятом Pol-17 та китайськими, іранськими ізолятами, а також американським ізолятом 452 і польським ізолятом M, що свідчить про їх спільне походження. Отримані нами результати філогенетичного аналізу, як і дані багатьох інших авторів, не виявили чіткої кореляції між генетичною диференціацією та географічною ознакою походження ВМС.

Література

1. Arif, M. Evaluation of resistance in soybean germplasm to Soybean mosaic potyvirus under field conditions [Text] / M. Arif, S. Hassan // Online Journal of Biological Sciences. – 2002. – Vol. 2, Issue 9. – P. 601–604. – Available at: <http://docsdrive.com/pdfs/ansinet/jbs/2002/601-604.pdf> doi: 10.3923/jbs.2002.601.604
2. Banerjee, A. First molecular evidence of Soybean mosaic virus (SMV) infection in soybean from India [Text] / A. Banerjee, S. Chandra, E. K. P. Swer, S. K. Sharma, S. V. Ngachan // Australasian Plant Disease Notes. – 2014. – Vol. 9, Issue 1. – P. 1–4. doi: 10.1007/s13314-014-0150-1
3. Cho, E. K. Strains of Soybean mosaic virus classification based on virulence in resistant soybean cultivars [Text] / E. K. Cho, R. M. Goodman // Phytopathology. – 1979. – Vol. 69, Issue 5. – P. 467–470. doi: 10.1094/phyto-69-467
4. Crowther, J. R. ELISA. Theory and practice [Text] / J. R. Crowther. – N. Y.: Hamana Press, 1995. – 223 p.
5. Dashchenko, A. Influence of simulated microgravity on plant resistance of soybean to Soybean mosaic virus [Text] / A. Dashchenko, V. Petrenkova, L. Mishchenko // VIII International Conference. Bioresources and viruses, 2016. – P. 87–89.
6. Domier, L. L. Variability and transmission of Aphis glycines of North American and Asian soybean mosaic virus isolates [Text] / L. L. Domier, I. J. Latorre, T. A. Steinlage, N. M. Coppin, G. L. Hartman // Archives of Virology. – 2003. – Vol. 148, Issue 10. – P. 1925–1941. doi: 10.1007/s00705-003-0147-0
7. Gibbs, A. J. The Bean common mosaic virus lineage of potyviruses: where did it arise and when? [Text] / A. J. Gibbs, J. W. Trueman, M. J. Gibbs // Archives of Virology. – 2008. – Vol. 153, Issue 12. – P. 2177–2187. doi: 10.1007/s00705-008-0256-x

8. Hrytsev, O. Biological properties of the pathogens isolated from plants *Glycine maxima* L. Microbiology and Immunology – the Development Outlook in the 21st century [Text] / O. Hrytsev, P. Zelena, J. Yumyna, V. Shepelevych, V. Trigubenko, L. Mishchenko // II International Scientific Conference, 2016. – P. 71–72.
9. Jezewska, M. Identification of Soybean mosaic virus in Poland [Text] / M. Jezewska, K. Trzmiel, A. Zarzyn'ska-Nowak, M. Lewandowska // Journal of Plant Pathology. – 2015. – Vol. 97, Issue 2. – P. 357–362. – Available at: <http://sipav.org/main/jpp/index.php/jpp/article/view/3310>
10. Kyrychenko, A. M. Biological characteristic and identification of soybean virus isolated from different Ukraine regions [Text] / A. M. Kyrychenko, G. V. Kraeva, O. G. Kovalenko // Microbiology Journal. – 2012. – Vol. 74, Issue 1. – P. 46–50.
11. Liao, L. Inheritance and allelism of resistance to Soybean mosaic virus in Zao18 soybean from China [Text] / L. Liao, P. Chen, G. R. Buss, Q. Yang, S. A. Tolin // Journal of Heredity. – 2002. – Vol. 93, Issue 6. – P. 447–452.
12. Мельничук, М. Д. Молекулярна діагностика та ідентифікація X-, Y-, M-, S-, L- вірусів картоплі (*Solanum tuberosum* L.) методом полімеразної ланцюгової реакції [Текст]: метод. реком. / М. Д. Мельничук, І. О. Антіпов, В. Г. Спиридонов. – К.: Видавничий центр НАУ, 2008. – 22 с.
13. Салига, Ю. Т. Електронна мікроскопія біологічних об'єктів [Текст] / Ю. Т. Салига, В. В. Снітинський. – К.: Світ, 1999. – 152 с.
14. Seo, J. K. Infectious in vivo transcripts from a full-length clone of Soybean mosaic virus strain G5H [Text] / J. K. Seo, H. G. Lee, H. S. Choi, S.-H. Lee, K.-H. Kim // The Plant Pathology Journal. – 2009. – Vol. 25, Issue 1. – P. 54–61. doi: 10.5423/ppj.2009.25.1.054
15. Шерепітко, Д. В. Молекулярно-генетичні та біологічні властивості вірусів (soybean mosaic potyvirus, alfalfa mosaic alfamovirus), ідентифікованих на сої в умовах Правобережного Лісостепу України [Текст]: автореф. ... дис. канд. біол. наук / Д. В. Шерепітко. – К., 2012. – 22 с.
16. Sherepitzko, D. V. Sequencing and phylogenetic analysis of Soybean mosaic virus isolated in Ukraine [Text] / D. V. Sherepitzko, I. G. Budzanivska, V. P. Polischuk, A. L. Boyko // Biopolymers and Cell. – 2011. – Vol. 27, Issue 6. – P. 472–479. doi: 10.7124/bc.00011a
17. Takahashi, K. Studies on virus diseases and causal viruses of soybean in Japan [Text] / K. Takahashi, T. Tanaka, W. Iida, Y. Tsuda // Bull Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn. – 1980. – Vol. 62. – P. 103–130.
18. Тригубенко, В. В. Вірусні захворювання сої в деяких областях України [Текст]: матер. XI Міжн. наук. конф. молодих вчених / В. В. Тригубенко, А. А. Дуніч, О. В. Молчанець, Л. Т. Міщенко // Шевченківська весна, 2016. – С. 195–197.
19. Wang, A. Soybean mosaic virus: research progress and future perspectives [Text] / A. Wang // Proceedings of World Soybean Research Conference VIII, 2009. – Available at: <http://www.wsrc2009.cn/haibao/>
20. Zhan, Y. Identification and distribution of SMV strains in Huang-Huai valleys [Text] / Y. Zhan, H. J. Zhi, D. Y. Yu, J. Gai // Sci. Agric. Sin. – 2006. – Vol. 39, Issue 10. – P. 2009–2015.
21. Zhou G.-C. The evolution of soybean mosaic virus: An updated analysis by obtaining 18 new genomic sequences of Chinese strains/isolates [Text] / G.-C. Zhou, Z.-Q. Shao, F.-F. P. Ma Wu, X.-Y. Wu, Z.-Y Xie et. al. // Virus Research. – 2015. – Vol. 208. – P. 189–198. doi: 10.1016/j.virusres.2015.06.011
22. field conditions. Online Journal of Biological Sciences, 2, 601–604.
23. Banerjee, A., Chandra, S., Swer, E. K. P., Sharma, S. K., Ngachan, S. V. (2014). First molecular evidence of Soybean mosaic virus (SMV) infection in soybean from India. Australasian Plant Disease Notes, 9 (1). doi: 10.1007/s13314-014-0150-1
24. Cho, E. K., Goodman, R. M. (1979). Strains of Soybean mosaic virus classification based on virulence in resistant soybean cultivars. Phytopathology, 69, 467–470. doi: 10.1094/phyto-69-467
25. Crowther, J. R. (1995). ELISA. Theory and practice. New York: Hamana Press, 223.
26. Dashchenko, A., Petrenkova, V., Mishchenko, L. (2016). Influence of simulated microgravity on plant resistance of soybean to Soybean mosaic virus: Proceedings of the VIII International Conference “Bioresources and viruses”, 87–89.
27. Domier, L. L., Latorre, I. J., Steinlage, T. A., Coppin M. N., Hartman, G. L. (2003). Variability and transmission of Aphis glycines of North American and Asian soybean mosaic virus isolates. Archives of Virology, 148 (10), 1925–1941. doi: 10.1007/s00705-003-0147-0
28. Gibbs, A. J., Trueman, J. W. H., Gibbs, M. J. (2008). The bean common mosaic virus lineage of potyviruses: where did it arise and when? Archives of Virology, 153 (12), 2177–2187. doi: 10.1007/s00705-008-0256-x
29. Hrytsev, O., Zelena, P., Yumyna, J., Shepelevych, V., Trigubenko, V., Mishchenko, L. (2016). Biological properties of the pathogens isolated from plants *Glycine maxima* L.: Proceedings of the II International Scientific Conference ‘Microbiology and Immunology – the Development Outlook in the 21st century’, 71–72.
30. Jezewska, M., Trzmiel, K., Zarzyn'ska-Nowak, A., Lewandowska, M. (2015). Identification of Soybean mosaic virus in Poland. Journal of Plant Pathology, 97 (2), 357–362. Available at: <http://sipav.org/main/jpp/index.php/jpp/article/view/3310>
31. Kyrychenko, A. M., Kraeva, G. V., Kovalenko, O. G. (2012). Biological characteristic and identification of soybean virus isolated from different Ukraine regions. Microbiology Journal, 74 (1), 46–50.
32. Liao, L., Chen, P., Buss, G. R., Yang, Q., Tolin, S. A. (2002). Inheritance and allelism of resistance to Soybean mosaic virus in Zao18 soybean from China. Buss Journal of Heredity, 93 (6), 447–452.
33. Melnichuk, M. D., Antipov, I. O., Spiridonov, V. G. (2008). Molekulyarna diagnostyka ta identyfikatsiya X-, Y-, M-, S-, L- virusiv kartopli (*Solanum tuberosum* L.) metodom polimeraznoyi lantcyugovoyi reakcii. Kyiv: Publish center NAU, 22.
34. Salyga, Yu. T., Snitynsky, V. V. (1999). Elektronna mikroskopiya biologichnyh obyektiv. Kyiv: Svit, 152.
35. Seo, J.-K., Lee, H.-G., Choi, H.-S., Lee, S.-H., Kim, K.-H. (2009). Infectious in vivo Transcripts from a Full-length Clone of Soybean mosaic virus Strain G5H. The Plant Pathology Journal, 25 (1), 54–61. doi: 10.5423/ppj.2009.25.1.054
36. Sherepitzko, D. V. (2012). Molecular-genetic and biological properties of viruses (soybean mosaic potyvirus, alfalfa mosaic alfamovirus) identified on soybean under environmental conditions of Forest-steppe zone of Ukraine. Kyiv, 22
37. Sherepitzko, D. V., Budzanivska, I. G., Polischuk, V. P., Boyko, A. L. (2011). Sequencing and phylogenetic analysis of Soybean mosaic virus isolated in Ukraine. Biopolymers and Cell, 27 (6), 472–79. doi: 10.7124/bc.00011a
38. Takahashi, K., Tanaka, T., Iida, W. (1980). Studies on virus diseases and causal viruses of soybean in Japan. Bull Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn., 6, 103–130.

References

1. Arif, M., Hassan, S. (2002). Evaluation of resistance in soybean germplasm to Soybean mosaic potyvirus under

18. Trygubenko, V. V., Dunich, A. A., Molchanets, O. V., Mishchenko, L. T. (2016). Virusni zahvoryuvannya soyi v deyakih oblastiakh Ukrainy: Proceedings of the 11 International Conference of the of Students' Shevchenkivska vesna: biology, 195–197.

19. Wang, A. (2009). Soybean mosaic virus: research progress and future perspectives: Proceedings of VIII World Soybean Research Conference. Beijing. Available at: <http://www.wsrc2009.cn/haibao/>

20. Zhan, Y., Zhi, H. J., Yu, D. Y. (2006). Identification and distribution of SMV strains in Huang-Huai valleys. *Sci. Agric. Sin.*, 39 (10), 2009–2015.

21. Zhou, G.-C., Shao, Z.-Q., Ma, F.-F., Wu, P., Wu, X.-Y., Xie, Z.-Y. (2015). The evolution of soybean mosaic virus: An updated analysis by obtaining 18 new genomic sequences of Chinese strains/isolates. *Virus Research*, 208, 189–198. doi: 10.1016/j.virusres.2015.06.011

Дата надходження рукопису 05.10.2016

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

Поліщук Валерій Петрович, доктор біологічних наук, професор, кафедра вірусології, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601
E-mail: pvp0458@gmail.com

Молчанець Оксана Віталіївна, кандидат біологічних наук, доцент, кафедра вірусології, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601
E-mail: molchanets_ov@ukr.net

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

УДК 581.5:574.3:502.753

ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦІЙ *CORYDALIS MARSCHALLIANA* (PALL. EX WILLD.) PERS. НА ТЕРИТОРІЇ СУМСЬКОГО ГЕОБОТАНІЧНОГО ОКРУГУ

© О. В. Холодков, В. Г. Скляр

Наведена характеристика *Corydalis marschalliana* – одного з домінантів синузії весняних ефемероїдів широколистяних лісів. У рослин *Corydalis marschalliana* оцінені морфометричні параметри для яких побудовано кореляційну плеяду та отримано факторне рішення. Встановлено частку рослин різних класів віталітету та за їх співвідношенням визначено віталітетну структуру п'яти ценопопуляцій *Corydalis marschalliana* на території Сумського геоботанічного округу

Ключові слова: *Corydalis marschalliana*, ценопопуляція, віталітетна структура, індекс якості, Сумський геоботанічний округ

Description of Corydalis marschalliana - one of spring ephemeroïds synusia dominant of deciduous forests is given. Morphometric parameters for Corydalis marschalliana plants are estimated. Correlation pleiades are built for them and factor solution is received. The share of plants with different vitality classes is established and vitality structure of five coenopopulations of Corydalis marschalliana in Sumy geobotanical district is determined for their ratio

Keywords: *Corydalis marschalliana*, coenopopulation, vitality structure, quality index, Sumy geobotanical district

1. Вступ

Структурними одиницями фітопопуляції є особини, що відрізняються одна від одної своїми ознаками та властивостями. Це зумовлює виражену внутрішньопопуляційну біорізноманітність. І чим сильніше вона виражена, тим вища життєвість популяції [1, 2].

Одним із проявів внутрішньопопуляційної різноманітності є диференціація особин за рівнем життєвості. Вона є однією із базових передумов щодо системної організації популяції та прояву в них процесу авторегуляції. У сучасних дослідженнях оцінку життєвості часто здійснюють з опорою на віталітетний аналіз, теоретичні основи та алгоритм якого були