

УДК 633.11: 577.218
AGRIS F60: H20

<https://doi.org/10.33619/2414-2948/102/23>

**ИССЛЕДОВАНИЕ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ОТВЕТОВ
У ИНФИЦИРОВАННОЙ ВИРУСАМИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.),
ВЫРАЩИВАЕМОЙ В АЗЕРБАЙДЖАНЕ**

©**Султанова Н. Ф.**, ORCID: 0000-0002-4445-6902, канд. биол. наук, Институт молекулярной биологии и биотехнологии при Министерстве науки и образования Азербайджанской Республики, г. Баку, Азербайджан, nargizsultanova@mail.ru

©**Гурбанова У. А.**, ORCID: 0000-0001-6852-2647, канд. биол. наук, Институт молекулярной биологии и биотехнологии при Министерстве науки и образования Азербайджанской Республики, г. Баку, Азербайджан, ulduzagurbanova@gmail.com

©**Байрамова Н. К.**, ORCID: 0000-0002-6192-9302, канд. биол. наук, Институт молекулярной биологии и биотехнологии при Министерстве науки и образования Азербайджанской Республики, г. Баку, Азербайджан, bayramovanargis@hotmail.com

©**Гусейнова И. М.**, ORCID: 0000-0003-3336-2203, акад. НАНА, д-р биол. наук, Институт молекулярной биологии и биотехнологии при Министерстве науки и образования Азербайджанской Республики, г. Баку, Азербайджан, i_guseinova@mail.ru

**INVESTIGATION OF METABOLIC RESPONSES IN VIRUS-INFECTED WHEAT
(*Triticum aestivum* L.) GROWN IN AZERBAIJAN**

©**Sultanova N.**, ORCID: 0000-0002-4445-6902, Ph.D., Institute of Molecular Biology and Biotechnology of the Ministry of Education and Science of the Republic of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan, nargizsultanova@mail.ru

©**Gurbanova U.**, ORCID: 0000-0001-6852-2647, Ph.D., Institute of Molecular Biology and Biotechnology of the Ministry of Education and Science of the Republic of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan, ulduzagurbanova@gmail.com

©**Bayramova N.**, ORCID: 0000-0002-6192-9302, Ph.D., Institute of Molecular Biology and Biotechnology of the Ministry of Education and Science of the Republic of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan, bayramovanargis@hotmail.com

©**Huseynova I.**, ORCID: 0000-0003-3336-2203, academician, Institute of Molecular Biology and Biotechnology of the Ministry of Education and Science of the Republic of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan, bayramovanargis@hotmail.com

Аннотация. Вирус желтой карликовости ячменя (BYDV), вирус полосатой мозаики пшеницы (WSMV), вирус карликовости пшеницы (WDV) и вирус почвенной мозаики пшеницы (SBWMV) являются наиболее опасными и широко распространенными вирусами, поражающими зерновые культуры во всех регионах мира, где выращивается пшеница. В то время как основные исследования посвящены влиянию изменений климата на растения, патогены и их переносчиков, внимание к вирусам злаков остается ограниченным. В представленном исследовании изучено распространение экономически значимых вирусов пшеницы в различных регионах Азербайджана и динамика изменения активности некоторых метаболических ферментов в здоровых и инфицированных WSMV листьях пшеницы. В течение 2022–2023 годов наблюдалось чередование распространенности BYDV и WSMV, однако случаев коинфекции не отмечалось. SBWMV не был идентифицирован среди протестированных образцов. Уровень заболеваемости WSMV составил 12,4% и 19% в 2022 и 2023 годах соответственно, а BYDV наблюдался с показателями 14,6% и 8,5% соответственно. Наши результаты также подтверждают тесную связь между аминокислотами

и реакцией на биотический стресс. Исследование позволяет сделать вывод, что митохондриальное окисление НАДН НАД-МДГ восстанавливается в процессе фотодыхания при декарбоксилировании глицина, и интенсифицирует биосинтез 2-оксоглутарата, который играет основную роль в синтезе аминокислот.

Abstract. Barley yellow dwarf viruses (BYDV), Wheat streak mosaic virus (WSMV), Wheat dwarf virus (WDV), and Soil-borne wheat mosaic virus (SBWMV) constitute the most dangerous and widespread viruses affecting cereals across all wheat-growing regions worldwide. While numerous foreign scientific reports focus on the impact of climate change on plants, pathogens, and their vectors, only a limited number of studies address cereal viruses. The objective of this study was to investigate the variability of economically significant wheat viruses in several regions of Azerbaijan and to identify certain metabolic enzymes such as malate dehydrogenase (MDH), aspartate aminotransferase (AsAT), and alanine aminotransferase (ALAT) in virus-infected wheat samples. During 2022-2023, it was observed that BYDV and WSMV alternated in prevalence from year to year, with no instances of co-infection recorded. SBWMV was not detected in the tested samples. WSMV incidence rates were 12.4% and 19% in 2022 and 2023, respectively, whereas BYDV was detected at rates of 14.6% and 8.5%, respectively. Our results support a tight relationship between amino acid metabolism and stress responses. The results of the research allow the conclusion that mitochondrial NAD-MDH implements oxidation of NADH reduced in the reaction of glycine decarboxylation during photorespiration and intensifies biosynthesis of 2-oxoglutarate playing the role of the carbon skeleton in the synthesis of amino acids.

Ключевые слова: пшеница, вирусы пшеницы, Азербайджан.

Keywords: wheat, wheat viruses, Azerbaijan.

Пшеница (*Triticum aestivum* L.), помимо своего стратегического значения как сельскохозяйственной культуры, играет жизненно важную роль в глобальной продовольственной безопасности и имеет исключительное значение как уникальный объект исследований, направленных на разработку устойчивых методов ведения сельского хозяйства. Вирусы пшеницы, такие как вирус карликовости пшеницы (WDV) *geminivirus*, содержащий одноцепочечную ДНК, вирус полосатой мозаики пшеницы (WSMV) *Potyvirus*, содержащий положительную одноцепочечную РНК, и вирус желтой карликовости ячменя (BYDV) *Polerovirus*, имеют важное значение для сельского хозяйства, поскольку вызывают различные заболевания, представляющие серьезную угрозу и потенциально ведущие к значительному снижению урожайности этой важной продовольственной культуры [1, 3–5].

Продукты, полученные из зараженных вирусом растений, часто имеют значительно сниженную коммерческую ценность, а в тяжелых случаях зараженные растения могут вообще не давать урожая. Нарушение метаболизма растений при вирусном заражении связывают с длительным развитием инфицирующего агента. Однако тяжесть этих негативных последствий варьируется в зависимости от конкретных комбинаций вирусов и хозяев, вирулентности вируса, восприимчивости сорта и возраста растения на момент заражения. Несмотря на обширные глобальные исследования вирусов, мало что известно о метаболических изменениях, происходящих в растениях на различных уровнях из-за вирусного воздействия.

Малатдегидрогеназа (МДГ), аспаратаминотрансфераза (АСАТ) и аланинаминотрансфераза (АЛАТ) играют решающую роль в метаболических процессах

растений, особенно в инфицированных вирусом образцах. МДГ — это фермент, участвующий в цикле лимонной кислоты (также известном как цикл Кребса) и малатно-аспартатном челноке. У инфицированных вирусом растений изменения активности МДГ могут указывать на нарушения энергетического обмена и клеточного дыхания. Изменения уровня активности МДГ также могут отражать реакцию растения на вирусную инфекцию и его метаболическую адаптацию к стрессу. АСАТ — это фермент, играющий решающую роль в процессе трансаминирования, превращающий аспартат и альфа-кетоглутарат в оксалоацетат и глутамат соответственно, тем самым играя ключевую роль в метаболизме аминокислот и ассимиляции азота. У зараженных вирусом растений изменение активности АСАТ может свидетельствовать о нарушениях обмена аминокислот и азотистого баланса. Примечательно, что АЛАТ представляет собой фермент, решающий роль в обратимом превращении аланина, и альфа-кетоглутарата в пируват и глутамат соответственно, играющий ключевую роль в метаболизме аминокислот, особенно во взаимном превращении аминокислот и метаболизме азота. У инфицированных вирусом растений изменения уровня активности АЛАТ могут отражать нарушения метаболизма аминокислот и утилизации азота. Изменения уровней активности АСАТ и АЛАТ могут служить индикаторами реакции растения на вирусную инфекцию и его усилий по поддержанию метаболического гомеостаза. Таким образом, изменения в активности метаболических ферментов могут дать представление о реакции растения на вирусную инфекцию и его метаболических корректировках для смягчения стресса. Целью нашего исследования было изучение распространения экономически значимых вирусов пшеницы в различных регионах Азербайджана, а также оценка динамики активности некоторых метаболических ферментов (НАД-МДГ, АСАТ и АЛАТ) в листьях пшеницы, здоровых и инфицированных WSMV.

Материалы и методы

Растительным материалом, использованным в этом исследовании, были листья пшеницы (*Triticum aestivum* L.), собранные с выращенных в поле растений, демонстрирующих симптомы, напоминающие вирусную инфекцию. Эти растения были собраны в двух основных провинциях Азербайджана, выращивающих пшеницу, Гобустане, Шамахи и Исмаиллы, в период с мая 2022 года по июнь 2023 года. Кроме того, листья бессимптомных растений были собраны и использованы в качестве контроля.

Обнаружение и идентификация вирусов

Для исследования метаболических изменений во время патогенеза, низкие, среднее и высокие концентрации вируса первоначально определяли для каждого растения с использованием метода ELISA. В частности, 15 мкл IgG объединяли с 15 мл покрывающего буфера в соотношении 1/1000 и после тщательного перемешивания 150 мкл полученного раствора добавляли в лунки 96-луночной стерильной планшет изготовленного из полистирола, предназначенного для ELISA. Затем планшет инкубировали в течение 3 часов при 37°C, после чего лунки планшета трижды промывали промывочным буфером после завершения периода инкубации. Затем листья образцов растений, демонстрирующих характерные вирусные симптомы, гомогенизировали в приготовленном растворе экстракционного буфера А. 150 мкл полученного гомогената добавляли во все лунки 96-луночного планшета и инкубировали в течение 24 часов при 4°C, после чего снова трижды промывали раствором промывочного буфера. Затем IgG-Ар объединяли с приготовленным буфером для конъюгата в соотношении 1/1000. После смешивания в лунки добавляли по 150 мкл полученного раствора и инкубировали в течение 2–3 часов при 37°C. После периода

инкубации планшет еще три раза промывали промывочным буфером. Промывание планшета для ELISA осуществляли с использованием автоматической системы промывки ELISA (промыватель стрипов для микропланшетов ELX50/8, Biotek) после каждого этапа. Лунки промывали и инкубировали в 100 мкл субстрата при комнатной температуре и определяли поглощение при 405 нм с использованием микротитровального планшет-ридера (Stat Fax Microplate, Awareness Technology, США). Все образцы анализировались в двух повторях, и результаты считались положительными, если среднее поглощение превышало или равнялось трехкратному среднему значению отрицательного (здорового) контроля. Альтернативно наличие вирусов подтверждали с помощью RT-PCR [8, 9].

Экстракция метаболитических ферментов из образцов листьев

Образцы листьев гомогенизировали в 100 мМ Трис-НСl (рН 7,8) буфере, содержащем 5 мМ ДТТ, 5 мМ MgCl₂·6H₂O, 1 мМ ЭДТА, 0,5% Тритон X-100 и 1% ПВП. Полученный гомогенат сначала центрифугировали при 1000g в течение 10 минут, а затем при 5000 g в течение 30 минут. Этот процесс проводили при +4°C. Активность фермента определяли спектрофотометрическим методом (Ultrospec 3300 pro, Amersham, США).

Анализ активности НАД-малатдегидрогеназы (НАД-МДГ, ЕС 1.1.1.38). Для определения активности НАД-МДГ реакционная среда состояла из 100 мкМ трис-НСl (рН 8,0) буфера, 1 мМ ОА, 10 мг/мл бычьего сывороточного альбумина (БСА), 10 мМ MgCl₂, 0,15 мкМ НАД·Н, и использовали 5-10 мкл ферментного препарата. Спектрофотометрические измерения проводили в спектрофотометрических кюветах объемом 1,0 мл. Количество НАД·Н определяли по снижению оптической плотности при длине волны 340 нм в течение 1 минуты [2].

Анализ активности аспаратаминотрансферазы (АСАТ, ЕС 2.6.1.1). Реакционная среда для определения активности АСАТ содержала 100 мМ Трис-НСl (рН 8,5), 2 мМ ЭДТА, 2,5 мМ 2-оксоглутарата, 10 мкг/мл пиридоксальфосфата, 10 мМ ДТТ, 12 ед/мл МДГ и состояла из 0,2 мМ НАДХ. Реакцию инициировали после добавления в среду 20 мкл экстракта листьев и 2,5 мМ L-аспартата [10].

Анализ активности аланинаминотрансферазы (АЛАТ, ЕС 2.6.1.2). Для определения активности АЛАТ использовали реакционную среду, состоящую из 100 мМ Трис-НСl (рН 8,5), 2 мМ ЭДТА, 2,5 мМ 2-оксоглутарата, 10 мкг/мл пиридоксальфосфата, 10 мМ ДТТ, 12 ед./мл лактатдегидрогеназы и 0,2 мМ использовали НАДН. После добавления в среду 20 мкл экстракта листьев и 10 мМ L-аланина инициировали реакцию [10].

Статистический анализ. В работе представлены данные трех экспериментов, проведенных в трех повторностях. Статистический анализ проводился на основе t-критерия Стьюдента: различия между средними значениями считаются значимыми при $p < 0,01$ (**), $p < 0,05$ (*). Все значения выражаются как средние значения \pm стандартная ошибка среднего.

Результаты и обсуждение

Пшеница (*Triticum aestivum* L.) является одной из основных продовольственных культур и входит в число наиболее важных зерновых культур во всем мире. Обычно сбор урожая зерновых в Азербайджане завершается в августе, урожай составляет около среднего пятилетнего уровня, который оценивается примерно в 3,1 миллиона тонн. Несмотря на обширные посевные площади, официальный урожай пшеницы немного падает ниже среднего из-за влияния на урожайность, вызванного количеством осадков ниже среднего в течение сезона. Тем не менее, глобальное производство пшеницы сталкивается с многочисленными угрозами, связанными с абиотическими стрессами, такими как холод,

засуха и засоление, а также с биотическими стрессами, в первую очередь вызванными насекомыми-вредителями и болезнями. Обеспечение безопасности пищевых продуктов внутри страны входит в число первоочередных задач для развития сельского хозяйства. Следовательно, проблема создания высокоурожайных сортов сельскохозяйственных культур, адаптированных к местным условиям и устойчивых к вирусным заболеваниям, становится важнейшей проблемой. Однако получение устойчивых к болезням сортов растений оказывается сложной задачей из-за значительной изменчивости фитопатогенов, в том числе вирусов, которые быстро преодолевают механизмы устойчивости. Одни только вирусные заболевания могут привести к снижению урожайности до 60%. С целью оценки встречаемости и заболеваемости вирусами желтой карликовости ячменя (BYDV), вирусом полосатой мозаики пшеницы (WSMV), вирусом карликовости пшеницы (WDV) и вирусом почвенной мозаики пшеницы (SBWMV) в южных и восточных предгорьях Кавказских гор на основных пшеничных полях Азербайджана в регионах выращивания пшеницы (Гобустан, Шемахинская и Исмаиллинская провинции) в период с мая 2022 года по июнь 2023 года было проведено несколько фитопатологических мониторингов. Всего было собрано 64 образца пшеницы с симптомами, напоминающих вирусную инфекцию, методы иммуноферментного анализа (ИФА) и полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР) использовались для обнаружения вирусов пшеницы. Симптомы вирусов, поражающих пшеницу, различались в зависимости от конкретного вида вируса и стадии инфекции. Общие симптомы, наблюдаемые при заражении различными вирусами пшеницы, включают желтые или светло-зеленые полосы на листьях, которые могут быть параллельными или перпендикулярными к жилкам, хлороз (пожелтение) листьев или появление хлоротических пятен на листьях, уменьшение размеров листьев и всего растения, замедленный рост, деформация колосьев, подавленное цветение и образование зерен, а также уменьшение урожайности (Рисунок 1).



Рисунок 1. Симптомы, вызываемые вирусами у растений пшеницы

Многие вирусы, которые естественным образом заражают пшеницу, обычно передаются между растениями через насекомых-переносчиков. Однако существуют также передаваемые через почву вирусы, переносимые корневым паразитом *Polymyxa graminis*, которые вызывают серьезные заболевания пшеницы [6, 7].

К числу вирусов, которые, как известно, наносят серьезный ущерб посевам пшеницы во многих странах, относятся WSMV, распространяемый эриофидным пшеничным курчавым клещом; WDV, передаваемый цикадкой *Psammotettix alienus*; BYDV, передающийся тлей; и вирусы, передающиеся через почву, включая SBWMV, передающиеся через зооспоры почвенного плазмодиофорного микроорганизма *Polymyxa graminis*. SBWMV не был обнаружен в протестированных образцах. Поскольку SBWMV передается почвенным грибом, были проведены дальнейшие исследования для установления присутствия вируса и его грибкового вектора в образцах почвы с использованием метода растений-приманок. Однако ни одна из зеленых частей или корней растений-приманок не была заражена SBWMV или *P. graminis* соответственно. Для выявления вирусов пшеницы использовались методы ИФА и ОТ-ПЦР, в результате чего было выявлено, что уровень заболеваемости вируса WSMV составляло 12,4% и 19% в 2022 и 2023 годах соответственно, тогда как уровень заболеваемости вируса BYDV составляло 14,6% и 8,5% соответственно.

Среди них наиболее распространенным был WSMV, за ним следовали WDV и BYDV. По данным полевых наблюдений заболеваемость обследованными вирусами на всех пшеничных полях составила менее 20%. За последние годы в разных странах мира выявлены дополнительные болезни, особенно те, которые поражают дикие злаки, которые могут служить естественным рассадником инфекций. Однако конкретные возбудители, ответственные за эти заболевания, до сих пор не идентифицированы. Стоит отметить, что большинство вирусов, поражающих зерновые, не передаются через семена, за исключением вируса полосатой мозаики ячменя и вируса почвенной мозаики пшеницы, где уровень заражения некоторых сортов может достигать 100%. Следовательно, повышение урожайности пшеницы может включать в себя отбор сортов, устойчивых к этим вирусам, и интеграцию доноров устойчивости в программы селекции. С другой стороны, хотя ДНК-вирусы имеют более низкую частоту мутаций, чем РНК-вирусы, процесс их репликации быстрый и сопровождается увеличением популяций вирусов.

Эволюция, эпидемиология и организация популяционного генома ДНК-вирусов еще больше осложняются генетическим дрейфом, быстро адаптирующимся к изменениям в среде хозяина и потоке генов. Ожидается, что естественный отбор станет основным фактором, влияющим на пространственный генетический состав популяций фитопатогенов в сельскохозяйственных условиях. Кроме того, рекомбинация является заметным эволюционным процессом, способствующим разнообразию, наблюдаемому у большинства вирусов. Чтобы понять взаимодействие между растениями и патогенами, а также реакцию растений на вирусные инфекции, важно выяснить метаболические изменения, вызванные такими инфекциями. Поэтому наше исследование было сосредоточено на анализе изменений активности метаболических ферментов, вызванных WSMV, в различных образцах пшеницы.

В листьях обеих контрольных, зараженных вирусом мягкой пшеницы, была проведена сравнительная оценка активности фермента НАД-МДГ, играющего важную роль в распределении фотосинтетических ассимилятов по различным органам и поддержании баланса между процессами фотосинтеза и дыхания. Результаты показали, что у растений с высокой концентрацией вируса активность фермента составляла $16,88 \pm 2,0$ мкмоль ОА/белок мин⁻¹, в то время как у контрольных растений эта активность составила $10,9 \pm 1,2$ мкмоль ОА/белок мин⁻¹, что указывает на повышение активности фермента до 1,5 раза при биотическом стрессе (Рисунок 2).

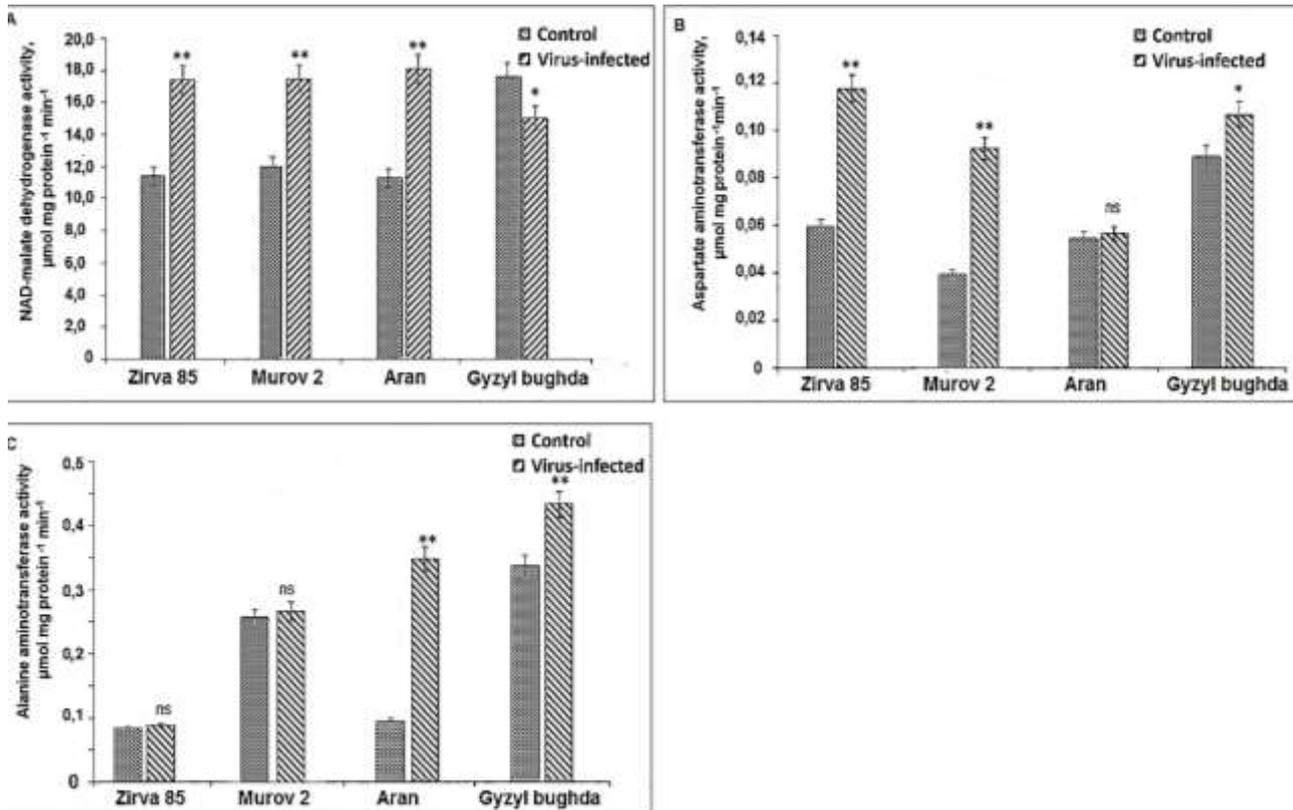


Рисунок 2. Изменение активности ферментов, участвующих в обмене углерода и азота, в листьях зараженных вирусом растений пшеницы: А) НАД-МД; В) АСАТ; С) АЛАТ

Активность АСАТ оценивалась на флаговых листьях всех изученных сортов. У растений с высокой концентрацией вируса активность АСАТ возрастала примерно в 2 раза: с $0,062 \pm 0,008$ мкмоль мг белка⁻¹ мин⁻¹ у незараженных вирусом растений до $0,117 \pm 0,02$ мкмоль мг белка⁻¹ мин⁻¹ у зараженных вирусом растений, что оказалось наиболее высокой активностью АСАТ среди изученных образцов. Активность АСАТ у зараженных вирусом растений с низкой концентрацией ($0,062 \pm 0,005$ мкмоль мг белка⁻¹ мин⁻¹) была лишь незначительно выше, чем в контроле ($0,051 \pm 0,004$ мкмоль мг белка⁻¹ мин⁻¹). У инфицированных вирусом растений с средней концентрацией вируса активность АСАТ составляла $0,112 \pm 0,001$ мкмоль мг белка⁻¹ мин⁻¹, в то время как у здоровых растений активность фермента составила $0,079 \pm 0,01$ мкмоль мг белка⁻¹ мин⁻¹, повышалась до 1,2 раза. При самой большой концентрации вируса активность АСАТ была в 2,3 раза выше у инфицированных вирусом растений по сравнению с контрольными растениями, демонстрируя наибольшую разницу между экспериментальными и контрольными условиями (Рисунок 2В).

Активность аланинаминотрансферазы (АЛАТ) в листьях растений сильно повышалась при стрессе (Рисунок 2С): с $0,076 \pm 0,01$ до $0,084 \pm 0,02$ мкмоль мг белка⁻¹ мин⁻¹ у растений с высокой концентрацией вируса от $0,093 \pm 0,01$ до $0,341 \pm 0,05$ мкмоль мг белка⁻¹ мин⁻¹ (увеличение в 3,9 раза). Считается, что накопление аланина как свободной аминокислоты в растительных организмах является результатом снижения запаса воды в листьях. Существует положительная корреляция между активностью ферментов, участвующих в метаболизме аланина, при биотическом стрессе.

Изучение уровней активности этих ферментов в инфицированных вирусом растениях может способствовать лучшему пониманию метаболических изменений и физиологических

реакций, вызываемых вирусными инфекциями. Кроме того, такие исследования могут помочь в разработке стратегий по снижению воздействия вирусных заболеваний на здоровье и продуктивность растений. Работа выполнена при поддержке гранта Азербайджанского научного фонда АЕФ-MCG-2022-1(42)-12/07/3-M-07.

Список литературы:

1. Abt I., Souquet M., Angot G., Mabon R., Dallot S., Thébaud G., Jacquot E. Functional transcomplementation between wheat dwarf virus strains in wheat and barley // *Viruses*. 2019. V. 12. №1. P. 34. <https://doi.org/10.3390/v12010034>
2. Imran M., Munir M. Z., Ialhi S., Abbas F., Younus M., Ahmad S., Shafiq S. Identification and characterization of malate dehydrogenases in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) // *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. V. 23. №17. P. 10028. <https://doi.org/10.3390/ijms231710028>
3. Köklü G., Ramsell J. N. E., Kvarnheden A. The complete genome sequence for a Turkish isolate of Wheat dwarf virus (WDV) from barley confirms the presence of two distinct WDV strains // *Virus Genes*. 2007. V. 34. P. 359-366. <https://doi.org/10.1007/s11262-006-0029-0>
4. Kundu J. K., Gadiou S., Červená G. Discrimination and genetic diversity of Wheat dwarf virus in the Czech Republic // *Virus genes*. 2009. V. 38. №3. P. 468-474. <https://doi.org/10.1007/s11262-009-0352-3>
5. Lindblad M., Waern P. Correlation of wheat dwarf incidence to winter wheat cultivation practices // *Agriculture, ecosystems & environment*. 2002. V. 92. №2-3. P. 115-122. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00302-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00302-4)
6. Pérez-Losada M., Arenas M., Galán J. C., Palero F., González-Candelas F. Recombination in viruses: mechanisms, methods of study, and evolutionary consequences // *Infection, Genetics and Evolution*. 2015. V. 30. P. 296-307. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.12.022>
7. Ramsell J. N. E., Boulton M. I., Martin D. P., Valkonen J. P., Kvarnheden A. Studies on the host range of the barley strain of Wheat dwarf virus using an agroinfectious viral clone // *Plant pathology*. 2009. V. 58. №6. P. 1161-1169. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02146.x>
8. Schubert J., Habekuß A., Kazmaier K., Jeske H. Surveying cereal-infecting geminiviruses in Germany—diagnostics and direct sequencing using rolling circle amplification // *Virus research*. 2007. V. 127. №1. P. 61-70. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2007.03.018>
9. Schubert J., Habekuß A., Wu B., Thieme T., Wang X. Analysis of complete genomes of isolates of the Wheat dwarf virus from new geographical locations and descriptions of their defective forms // *Virus Genes*. 2014. V. 48. P. 133-139. <https://doi.org/10.1007/s11262-013-0989-9>
10. Yang M., Geng M., Shen P., Chen X., Li Y., Wen X. Effect of post-silking drought stress on the expression profiles of genes involved in carbon and nitrogen metabolism during leaf senescence in maize (*Zea mays* L.) // *Plant physiology and biochemistry*. 2019. V. 135. P. 304-309. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.12.025>

References:

1. Abt, I., Souquet, M., Angot, G., Mabon, R., Dallot, S., Thébaud, G., & Jacquot, E. (2019). Functional transcomplementation between wheat dwarf virus strains in wheat and barley. *Viruses*, 12(1), 34. <https://doi.org/10.3390/v12010034>
2. Imran, M., Munir, M. Z., Ialhi, S., Abbas, F., Younus, M., Ahmad, S., ... & Shafiq, S. (2022). Identification and characterization of malate dehydrogenases in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 23(17), 10028. <https://doi.org/10.3390/ijms231710028>

3. Köklü, G., Ramsell, J. N., & Kvarnheden, A. (2007). The complete genome sequence for a Turkish isolate of Wheat dwarf virus (WDV) from barley confirms the presence of two distinct WDV strains. *Virus Genes*, 34, 359-366. <https://doi.org/10.1007/s11262-006-0029-0>
4. Kundu, J. K., Gadiou, S., & Červená, G. (2009). Discrimination and genetic diversity of Wheat dwarf virus in the Czech Republic. *Virus genes*, 38(3), 468-474. <https://doi.org/10.1007/s11262-009-0352-3>
5. Lindblad, M., & Waern, P. (2002). Correlation of wheat dwarf incidence to winter wheat cultivation practices. *Agriculture, ecosystems & environment*, 92(2-3), 115-122. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00302-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00302-4)
6. Pérez-Losada, M., Arenas, M., Galán, J. C., Palero, F., & González-Candelas, F. (2015). Recombination in viruses: mechanisms, methods of study, and evolutionary consequences. *Infection, Genetics and Evolution*, 30, 296-307. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.12.022>
7. Ramsell, J. N. E., Boulton, M. I., Martin, D. P., Valkonen, J. P., & Kvarnheden, A. (2009). Studies on the host range of the barley strain of Wheat dwarf virus using an agroinfectious viral clone. *Plant pathology*, 58(6), 1161-1169. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02146.x>
8. Schubert, J., Habekuß, A., Kazmaier, K., & Jeske, H. (2007). Surveying cereal-infecting geminiviruses in Germany—diagnostics and direct sequencing using rolling circle amplification. *Virus research*, 127(1), 61-70. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2007.03.018>
9. Schubert, J., Habekuß, A., Wu, B., Thieme, T., & Wang, X. (2014). Analysis of complete genomes of isolates of the Wheat dwarf virus from new geographical locations and descriptions of their defective forms. *Virus Genes*, 48, 133-139. <https://doi.org/10.1007/s11262-013-0989-9>
10. Yang, M., Geng, M., Shen, P., Chen, X., Li, Y., & Wen, X. (2019). Effect of post-silking drought stress on the expression profiles of genes involved in carbon and nitrogen metabolism during leaf senescence in maize (*Zea mays* L.). *Plant physiology and biochemistry*, 135, 304-309. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.12.025>

Работа поступила
в редакцию 06.04.2024 г.

Принята к публикации
11.04.2024 г.

Ссылка для цитирования:

Султанова Н. Ф., Гурбанова У. А., Байрамова Н. К., Гусейнова И. М. Исследование метаболических ответов у инфицированной вирусами мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), выращиваемой в Азербайджане // Бюллетень науки и практики. 2024. Т. 10. №5. С. 173-181. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/102/23>

Cite as (APA):

Sultanova, N., Gurbanova, U., Bayramova, N., & Huseynova, I. (2024). Investigation of Metabolic Responses in Virus-infected Wheat (*Triticum aestivum* L.) Grown in Azerbaijan. *Bulletin of Science and Practice*, 10(5), 173-181. (in Russian). <https://doi.org/10.33619/2414-2948/102/23>