

## ВПЛИВ ФОСФОРИЛЬОВАНОГО БІЛКА ОБОЛОНКИ X-ВІРУСУ КАРТОПЛІ НА ПРОЦЕС ТРАНСЛЯЦІЇ мРНК *IN VITRO*

Н. Й. Пархоменко, Л. О. Максименко

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України  
вул. Академіка Заболотного, 154; м. Київ, 03143, Україна; e-mail: maksymenko.l.a@gmail.com

**Мета.** Дослідити вплив білка оболонки X-вірусу картоплі на можливість регулювання трансляції мРНК в системі *in vitro*. **Методи.** Вірусологічні (виділення вірусу), молекулярно-біологічні (виділення білка, мРНК і мРНК), імуно-хімічні (серологічні дослідження), фізико-хімічні (спектральні характеристики), радіологічні. **Результати.** Цитоплазматичні полісомні мРНК і мембранозв'язані мРНК з рослин *Datura stramonium*, уражених X-вірусом картоплі, відрізняються за спектральними характеристиками, а також за складом і вмістом білків. У складі полісомних мРНК міститься білок з молекулярною масою 29 кД, який серологічно споріднений з білком оболонки ХВК. Під час ураження вірусом рослин *Datura stramonium* білок оболонки ХВК тісно зв'язується з мРНК полісом. Решті білків, зв'язаних з мРНК, відводиться роль захисної, стабілізуючої, ферментативної та регуляторної функцій. Виділені нами полісомні й мембранозв'язані мРНК за внесення їх в систему трансляції *in vitro* спрямовують синтез білка з молекулярною масою 29 кД, що відповідає масі білка оболонки ХВК. Фосфорильований білок оболонки ХВК, внесений в білоксинтезувальну систему в концентраціях від 5 до 25 мкг/мл, за використання вірусспецифічної РНК цитоплазматичних полісом як матриці, відіграє важливу роль у регулюванні трансляції. **Висновки.** Полісомні мРНК і мембранозв'язані мРНК, виділені з заражених рослин дурману в білоксинтезувальній системі *in vitro*, спрямовують синтез білка з молекулярною масою 29 кД, що відповідає структурному білку оболонки ХВК. Фосфорильований білок оболонки X-вірусу картоплі в концентрації 25 мкг/мл призупиняє синтез вірусного білка в системі трансляції *in vitro*, який спрямовувала вірусспецифічна мРНК цитоплазматичних полісом.

Ключові слова: X-вірус картоплі (ХВК), білок оболонки ХВК, полісомні мРНК, мембранозв'язані мРНК, трансляція мРНК.

**Вступ.** Однією з найбільш поширених культур в Україні, яку також вирощують в багатьох країнах світу, є картопля. Проте ця культура уражується вірусними хворобами. Відомо, що втрати врожаю картоплі можуть становити 30–40 %, а в деяких випадках сягати 70 % [1]. За останні роки ситуація ускладнилася глобальними змінами клімату, які призвели до незворотних процесів в агроекосистемах, що зі свого боку сприяло істотному збільшенню та поширенню збудників вірусних хвороб картоплі. Вірусні хвороби є однією з причин значних втрат урожаю та

погіршення якості продукції. Вірус — це ендогенний паразит, який, потрапивши до клітин рослини, повністю використовує функції клітинних органелів і біосистем рослини-хазяїна для свого відтворення. Ключовим моментом дії вірусу є синтез вірусспецифічного білка, що пригнічує синтез клітинних ДНК, РНК і білків [2].

Відомо, що білок оболонки (БО) є найбільш поширеним білком, що синтезується під час вірусної інфекції. Показано, що БО регулює процеси інфікування РНК-вірусів, зокрема, експресію генів. Численні дії білка

оболонки, ймовірно, вимагають регулювання, можливо, через посттрансляційні модифікації. Вірусні білки відіграють важливу роль на різних рівнях репродукції вірусів: молекулярному, клітинному й організмовому. Багато досліджень присвячено вивченню рослинних вірусів і їхніх структурних компонентів.

**Аналіз останніх досліджень і публікацій.** Показано, що за допомогою специфічного білка, який взаємодіє з мембраною, відбувається транспорт Х-вірусу картоплі через канали між клітинами рослин [3]. У дослідженні ролі білка оболонки в трансмісії вірусу зеленої крапчастої мозаїки огірка встановлено, що БО вірусу є ключовим фактором, що визначає можливість передавання вірусу за допомогою комах. Розглядаються механізми рекомбінації вірусної РНК і роль білка оболонки в цьому процесі [4]. Показано також, що БО бере участь в захопленні й транспортуванні фрагментів вірусної РНК від одного вірусу до іншого [5]. Описується механізм посттранскрипційного генного сайленсингу в рослинах за допомогою БО вірусу зморшкватості ріпи (ТСV). Дослідження було проведено на моделі рослин *Nicotiana benthamiana*, встановлено, що ТСV зв'язується з малими РНК шляхом пригнічення їхньої функції [6]. Показано, що БО вірусу тютюнової мозаїки регулює формування реплікаційного комплексу під час вірусної інфекції [7]. Нами встановлено, що білок оболонки ХВК здатний фосфорилюватись як *in vitro*, так і *in vivo* [8]. Високі концентрації БО пригнічують трансляцію мРНК [9]. Накопичені дані свідчать про те, що фосфорильовані вірусні білки оболонки беруть участь у регулюванні процесу вірусної інфекції, починаючи з руйнування віріонів і закінчуючи впливом на трансляцію білків. Фосфорилування білка оболонки також впливає на передачу вірусів і збірку віріонів. Раніше нами було показано, що БО ХВК тісно зв'язаний з мРНК. Ці дані дозволяють зробити припущення про можливу регуляторну функцію білка оболонки ХВК на трансляційному рівні.

У зв'язку з зазначеним, метою цієї роботи було дослідити вплив фосфорильованого білка оболонки Х-вірусу картоплі на можливість регуляції трансляції в системі *in vitro*, а також визначити роль фосфорильованого білка оболонки ХВК у процесі синтезу ві-

русного білка у трансляції вірусспецифічної РНК цитоплазматичних полісом *in vitro*.

**Матеріали і методи.** Х-вірус картоплі з листя *Daturastramonium* одержували як описано у роботі [8]. Білок оболонки ХВК одержували за методом Wu і Bruening [10]. Фосфорилування білка ХВК здійснювали, як описано нами раніше [8]. мРНК з рослин *Datura stramonium*, уражених Х-вірусом картоплі, виділяли за методикою Діденко зі спів-авт. [11]. мРНК із структур мРНК виділяли за методом Steele і Frist [12]. Трансляцію мРНК і мРНК здійснювали, як описано в роботі [13]. У досліджах використовували систему із лізату ретикулоцитів кролів. В інкубаційній суміші з лізатом ретикулоцитів містились такі компоненти: 75 мМ КСІ, 2 мМ ацетату магнію, 3 мМ глюкози, 50–200 мМ суміші амінокислот, 4 мкКі/мл  $C^{14}$ -лейцину, 1 мМ АТФ, 0,2 мМ ГТФ, 10 мМ трис-НСІ (рН 7,6), 7 мМ креатинфосфату, 1 мг/мл креатинфосфокінази, 10–20 мкл геміну, до 100 мкг/мл мРНК. Продукти трансляції аналізували методом електрофорезу в градієнтному ПААГ (8–20 %), як описано [11]. Гель після електрофорезу фіксували і переносили на ватман 3ММ, висушували і експонували на рентгенівській плівці РМ-1. Плівку проявляли і аналізували результати включення мітки в синтезований білок.

**Результати.** В цитоплазмі еукаріотичних клітин мРНК зв'язана з білками, утворюючи мРНК-комплекси. Є два класи цитоплазматичних мРНК: вільні мРНК та асоційовані з рибосомами (полісомні мРНК). мРНК, які виділяють з уражених вірусами клітин, асоційовані як з клітинними, так і з вірусними білками. У складі мРНК є також білки з ферментативними властивостями, тобто всі фактори, які необхідні для дозрівання, функціонування і деградації мРНК.

Для визначення матричної активності мРНК з листя дурману, уражених ХВК, нами були виділені цитоплазматичні полісомні мРНК і мембранозв'язані мРНК. На рис. 1 наведені їхні УФ-спектри.

Ці структури відрізняються за вмістом білка, що відображено на їхній спектрограмі. Мембранозв'язані мРНК мають білковий спектр (поглинають УФ-світло за максимуму 280 нм), мабуть, за рахунок компонентів мембранних білків, з якими були зв'язані. Полісомні мРНК мають спектр, який відповідає

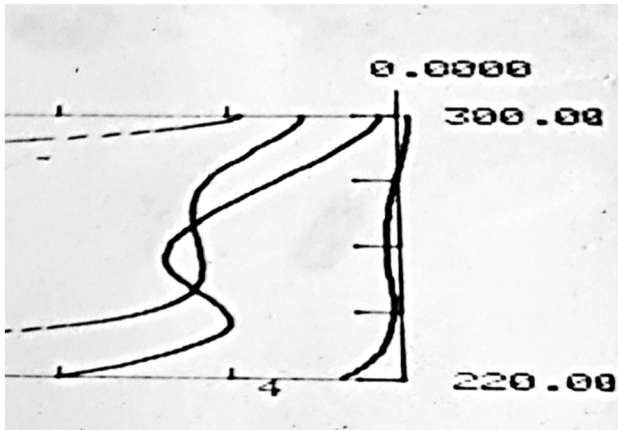


Рис. 1. УФ-спектр полісомних мРНП (пік 260 нм) та мембранозв'язаних мРНП (пік 280 нм).

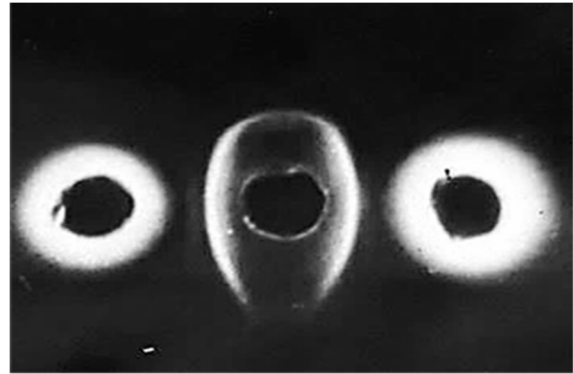
максимуму поглинання за довжини хвилі 260 нм — більш подібний спектру поглинання УФ молекулами РНК.

У складі цитоплазматичних полісомних мРНП методом електрофорезу в ПААГ виявлено білок з м. м. 29 кД (рис. 2А).

Білок у складі полісомних мРНП був серологічно споріднений з білком оболонки ХВК (рис. 3).

Решті білків, що пов'язані з мРНК, відводять захисну, стабілізуювальну, фермента-

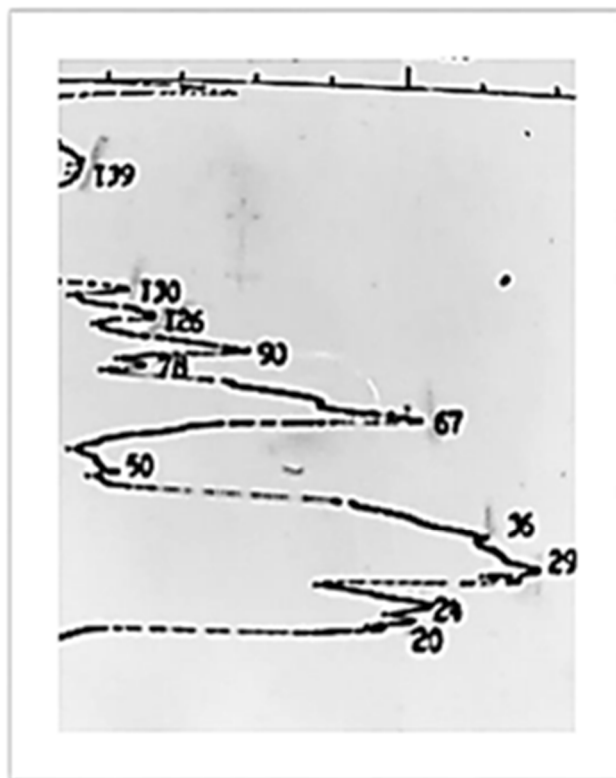
тивну і регуляторну роль у процесах білкового синтезу на рівні трансляції.



1 2

Рис. 3. Серологічна спорідненість білка полісомних мРНП (1), виділених з уражених ХВК рослин *Datura stramonium*, з білком оболонки ХВК (2) (в центрі — антисироватка до БО).

Полісомні мРНП і мембранозв'язані мРНП вносили в систему трансляції *in vitro*. Одержані продукти трансляції аналізували в 8–20 % ПААГ (рис. 4А). Після висушування гелі експонували на рентгенівській плівці. В підсумку виявилось, що мРНК (у складі



А



Б

Рис. 2. Денситограма білків мРНП (А — полісомні мРНП, Б — мембранозв'язані мРНП).

мРНК різної клітинної локалізації, виділених із заражених ХВК рослин) здатна направляти синтез вірусного білка в системі трансляції *in vitro* (рис. 4Б).

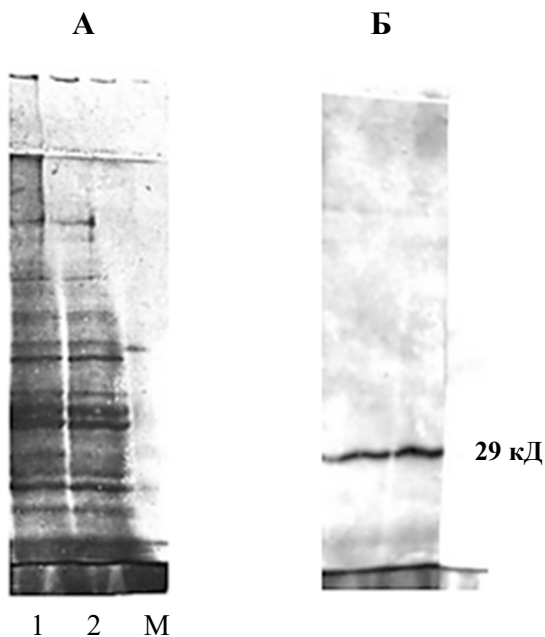


Рис. 4. Трансляція мРНК різної клітинної локалізації *in vitro* (А — електрофореграма синтезу білків, направлених полісомними мРНК (1) і мембранозв'язаними мРНК (2) з уражених ХВК рослин дурману; Б — радіоавтографія продукту трансляції; М — маркери).

Основна кількість продукту, що синтезується, — це білок з м. м. 29 кД.

Як було зазначено вище, білок оболонки ХВК міцно пов'язаний з мРНК. Крім того, він фосфорильється *in vitro* і *in vivo* [8]. Ці дані дозволяють зробити припущення про можливу регуляторну функцію структурного білка ХВК на трансляційному рівні. Для цього вірус-специфічну полісомну мРНК, яка кодує білок оболонки ХВК, транлювали в безклітинній системі *in vitro* з додаванням різної кількості вірусного білка (від 5 до 100 мкг/мл). В цьому випадку білок мало впливав на синтез білка. Проте за внесення в білоксинтезувальну систему фосфорильованого білка ХВК в концентраціях від 5 до 25 мкг/мл і за використання як матриці вірусспецифічної РНК вільних полісом було встановлено, що фосфорильований білок ХВК більш активний і відіграє суттєву роль в регулюванні трансляції (рис. 5).

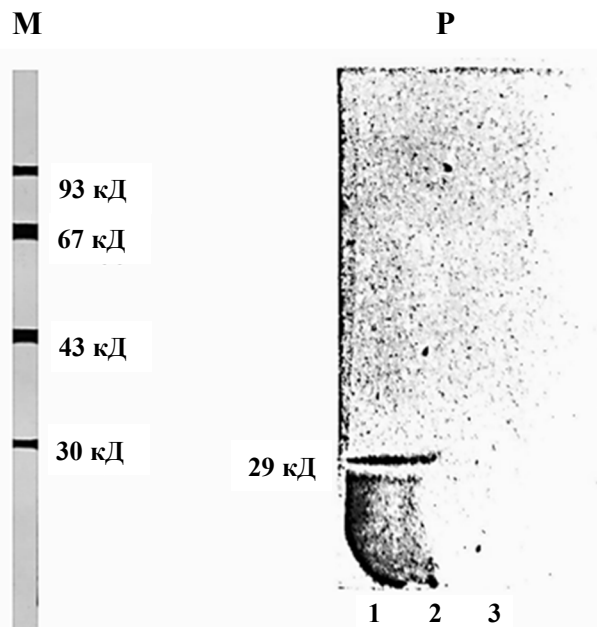


Рис. 5. Вплив фосфорильованого білка оболонки ХВК на синтез вірусного білка в системі *in vitro*: М — маркери білків, Р — радіоавтограф білка з м. м. 29 кД. Додавання до трансляційної суміші: 1 — 5 мкг/мл, 2 — 10 мкг/мл і 3 — 25 мкг/мл фосфорильованого білка.

З радіоавтографа видно, що за внесення в систему трансляції *in vitro* фосфорильованого білка оболонки ХВК в концентрації 25 мкг/мл призупиняється синтез вірусного білка.

**Обговорення результатів.** Основна функція вірусного білка оболонки — захист вірусного геному від деградації, але як свідчать результати досліджень, білок вірусної оболонки може виконувати різноманітні функції в клітині. Показано, що БО регулюють процеси інфікування РНК-вірусів, включно з реплікацією РНК і експресією генів. Численні дії БО в процесі інфекції вимагають регулювання, ймовірно, через посттрансляційні модифікації. Накопичені дані свідчать про те, що фосфорильовання вірусних білків оболонки бере участь у регуляції процесу вірусної інфекції, починаючи з «роздгання» віріонів і закінчуючи регуляцією синтезу вірусної РНК та трансляцією білків вірусів [14].

Взаємодія БО з геномною РНК не тільки важлива на початку (проникнення віріону в клітину) і в кінці (утворення нового вірусного потомства), а й зумовлює доступність

вірусної РНК для трансляції та реплікації протягом усього циклу інфекції [15]. Іншим фактором, що регулює взаємодію БО – РНК під час інфекції ХВК, є фосфорилування. Білок було виявлено лише у фосфорильованій формі, коли він не був зібраний у віріони. Цей факт узгоджується із спостереженнями, що фосфорилування пригнічує зв'язування білка оболонки з РНК. Автори також припускають, що конформаційні зміни, які відбуваються внаслідок фосфорилування БО, дозволяють рибосомам отримати доступ до інкапсульованої РНК [16]. Як показують наші дослідження, концентрація фосфорильованого БО в системі *in vitro* впливає на процес трансляції. Цей факт узгоджується з дослідженнями інших авторів про те, що високі концентрації БО пригнічують трансляцію мРНК [9]. Отже, залежно від кількості білка оболонки, може регулюватися прогресування вірусної інфекції від реплікації геному та трансляції мРНК до збірки віріона.

**Висновки.** мРНП вільних полісом, виділених з рослин *Datura stramonium*, уражених ХВК, мають у своєму складі білок оболонки ХВК. Цитоплазматичні полісомні мРНП і мембранозв'язані мРНП, виділені з заражених рослин дурману в білоксинтезувальній системі *in vitro*, спрямовують синтез білка з молекулярною масою 29 кД, яка відповідає структурному білку оболонки ХВК. Фосфорильований білок оболонки ХВК в концентрації 25 мкг/мл призупиняє синтез вірусного білка в системі трансляції *in vitro*, що направила віруспецифічна мРНК цитоплазматичних полісом. Можливо, в разі достатньо синтезованої його кількості білок оболонки ХВК здатний призупиняти синтез вірусного білка, використовуючи модифікувальні засоби в клітині.

Отже, ступінь фосфорилування білка оболонки може регулювати процеси під час зараження вірусами. Це допоможе краще зрозуміти механізм взаємодії вірусів і рослин у розробці стратегій боротьби з вірусними інфекціями в сільському господарстві.

#### ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Волкова І. В., Решотько Л. М., Дмитрук О. О. Поширення збудників вірусних хвороб картоплі в зонах вирощування культури. *Сільсь-*

*когосподарська мікробіологія*. 2020. Вип. 32. С. 67–73. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.32.67-73>

2. Мельничук М. Д. Фітовірусологія: навчальний посібник. Київ : Поліграф Консалтинг, 2005. 200 с.

3. Krishnamurthy K., Heppler M., Mitra R., Blancaflor E., Payton M., Nelson R. S., Verchot-Lubicz J. The potato virus X TGBp3 protein associates with the ER network for virus cell-to-cell movement. *Virology*. 2003. Vol. 309, № 1. P. 135–151. [https://doi.org/10.1016/s0042-6822\(02\)00102-2](https://doi.org/10.1016/s0042-6822(02)00102-2)

4. Zhao L., Feng C., Zhang Y., Liu J., Huang Y., Li M. ... He X. The role of the coat protein in the transmissibility of cucumber green mottle mosaic virus by *Aphis gossypii*. *Virus Genes*. 2021. Vol. 57, № 40. P. 581–589. <https://doi.org/10.1007/S11262-021-01893-6>

5. Gao F., Kasprzak W., Stupka E., Mulczyk M., Szychowska K., Figlerowicz M. The role of coat proteins in viral RNA recombination. *Viruses*. 2016. Vol. 1, № 8. P. 328. <https://doi.org/103390/v8120328>

6. Su H., Cheng X., Wang X. The coat protein of turnip crinkle virus suppresses posttranscriptional gene silencing by binding to and inhibiting the small RNA pathway in *Nicotiana benthamiana*. *Virus Res*. 2020. Vol. 278. 197863. <https://doi.org/10.1016/J.virusres.2020.197863>

7. Asurmendi S., Berg R. H., Koo J. C., Beachy R. N. Coat protein regulates formation of replication complexes during tobacco mosaic virus infection. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2004. Vol. 101, № 55. P. 1415–1420. <https://doi.org/10.1073/pnas.0307778101>

8. Maksymenko L. O., Parkhomenko N. I. In vitro and in vivo phosphorylation coat protein of potato virus X. *Mikrob. Zh.* 2021. Vol. 83, № 5. P. 76–81. <https://doi.org/10.15407/microbiolj83.05.76-81>

9. Besong N. J., Ivanov K. I., Hafren A., Michon T., Makinen K. Cotranslational coat protein-mediated inhibition of potyviral RNA translation. *J. Virol.* 2015. Vol. 89, № 8. P. 4237–4248. <https://doi.org/10.1128/jvi.02915-14>

10. Wu G, Bruening G. Two proteins from cowpea mosaic virus. *Virology*. 1971. Vol. 46, Is. 3. P. 596–612.

11. Диденко Л. Ф., Максименко Л. А., Пархоменко Н. И. Фосфорилирование *in vitro* белков информсом из листьев дурмана, инфицированного X-вирусом картофеля. *Микроб. ж.* 1993. Т. 55, № 2. С. 68–74.

12. Steele K. P., Frist R. N. Characterisation of the 3'-termini of the RNAs of cowpea mosaic virus. *J. Virol.* 1978. Vol. 26, № 2. P. 243–248. <https://doi.org/10.1128/jvi.26.2.243-248.1978>

13. Максименко Л. О., Діденко Л. Ф., Пархоменко Н. Й., Дяченко Н. С. Фізико-хімічні властивості і функціональні особливості мРНК різної субклітинної локалізації рослин *Nicotiana rustica*, уражених вірусом кучерявої картоплі. *Мікроб. ж.* 2004. Т. 66, № 2. С. 47–56.

14. Ni. P., Kao C. C. Non encapsidation activities of the capsid proteins of positive-strand RNA-viruses. *Virology*. 2013. Vol. 446, № 1–2. P. 123–132. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2013.07.023>

15. Hoover H. S., Kao C. C. Phosphorylation of the viral coat protein regulation RNA virus infection. Review. *Virus Adaption and Treatment*. 2016. Vol. 8. P. 13–20. <http://dx.doi.org/10.2147/VAAT.S118440>

16. Atabekov J. G., Rodionova N. P., Karpova O. V., Kozlovsky S. V., Novikov V. K., Arkhipenko M. V. Translational activation of encapsidated potato virus X RNA by coat protein phosphorylation. *Virology*. 2001. Vol. 286, № 2. P. 466–474. <https://doi.org/10.1006/viro.2001.1013>

Отримано 12.03.2024

<https://doi.org/10.35868/1997-3004.39.79-85>

UDC 577.217

## THE INFLUENCE OF POTATO VIRUS X PHOSPHORYLATED ENVELOPE PROTEIN ON THE PROCESS OF mRNA TRANSLATION *IN VITRO*

N. Y. Parkhomenko, L. O. Maksymenko

D. K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, NAS of Ukraine, Kyiv  
e-mail: maksymenko.l.a@gmail.com

**Objective.** Study the influence of potato virus X envelope protein on the possibility of regulating mRNA translation in an *in vitro* system. **Methods.** Virological (virus isolation), molecular-biological (isolation of protein, mRNA and mRNP), immunochemical (serological testing), physicochemical (spectral characteristics), radiological. **Results.** Cytoplasmic polysomal mRNPs and membrane-bound mRNPs from *Datura stramonium* plants affected by potato virus X differ in spectral characteristics, as well as in composition and protein content. Polysomal mRNPs contains a protein with a molecular weight of 29 kD, which is serologically related to PVX envelope protein. When *Datura stramonium* is infected by the virus, PVX envelope protein tightly binds to polysomal mRNP. The remaining mRNA-bound proteins are assigned the role of protective, stabilizing, enzymatic and regulatory functions. When polysomal and membrane-bound mRNPs that we have isolated are introduced into the *in vitro* translation system, they direct the synthesis of a protein with a molecular weight of 29 kD, which corresponds to the mass of PVX envelope protein. The phosphorylated PVX envelope protein, introduced into the protein synthesis system in concentrations from 5 µg/mL to 25 µg/mL, using the virus-specific RNA of cytoplasmic polysomes as a matrix, plays an important role in the regulation of translation. **Conclusion.** Polysomal mRNPs and membrane-bound mRNPs isolated from infected thornapple plants in an *in vitro* protein-synthesizing system direct the synthesis of a protein with a molecular weight of 29 kD, which corresponds to the structural protein of PVX envelope. The phosphorylated potato virus X envelope protein at a concentration of 25 µg/mL suspends the synthesis of the viral protein in the *in vitro* translation system, which was directed by the virus-specific mRNA of cytoplasmic polysomes.

Key words: potato virus X (PVX), PVC envelope protein, polysomal mRNA, membrane-bond mRNP, mRNA translation.

### REFERENCES

1. Volkova, I. V., Reshotko, L. M., & Dmytruk, O. O. (2020). Poshyrennia zbudnykiv virusnyh

hvorob kartopli v zonah vyroschuvannia kultury [Spread of potato viral disease pathogens in culture cultivation zones]. *Silskohospodarska mikrobiologhiia — Agricultural Microbiology*, 32, 67–73 [in

- Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.32.67-73>
2. Melnychuk, M. D. (2005). *Fitovirusolohiia: navchalnyi posibnyk* [Phytovirusology: training manual]. Kyiv: Polihraf Konsal'tynh [in Ukrainian].
  3. Wong, S. M., Drew, J., Iwakawa, H. O., Kawamura, N., & Gao, J. (2013). The potato virus X TGBp3 protein associates with the ER network for virus cell-to-cell movement. *Virology*, 436 (2), 166–175. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2012.11.019>
  4. Zhao, L., Feng, C., Zhang, Y., Liu, J., Huang, Y., Li, M. ... He, X. (2021). The role of the coat protein in the transmissibility of cucumber green mottle mosaic virus by *Aphis gossypii*. *Virus Genes*, 57 (40), 581–589. <https://doi.org/10.1007/S11262-021-01893-6>
  5. Gao, F., Kasprzak, W., Stupka, E., Mulczyk, M., Szychowska, K., & Figlerowicz, M. (2016). The role of coat proteins in viral RNA recombination. *Viruses*, 1 (8), 328. <https://doi.org/10.3390/v8120328>
  6. Su, H., Cheng, X., & Wang, X. (2020). The coat protein of turnip crinkle virus suppresses post-transcriptional gene silencing by binding to and inhibiting the small RNA pathway in *Nicotiana benthamiana*. *Virus Res*, 278, 197863. <https://doi.org/10.1016/J.virusres.2020.197863>
  7. Asurmendi, S., Berg, R. H., Koo, J. C., & Beachy, R. N. (2004). Coat protein regulates formation of replication complexes during tobacco mosaic virus infection. *Proc. Nat. Acad. Sci USA*, 101 (5), 1415–1420. <https://doi.org/10.1073/pnas.0307778101>
  8. Maksymenko, L. O., & Parkhomenko, N. I. (2021). In vitro and in vivo phosphorylation coat protein of potato virus X. *Mikrob. Zh. — Microbiological Journal*, 83 (5), 76–81. <https://doi.org/10.15407/microbialj83.05.76-81>
  9. Besong, N. J., Ivanov, K. I., Hafren, A., Michon, T., & Makinen, K. (2015). Cotranslational coat protein-mediated inhibition of poty viral RNA translation. *J. Virol*, 89 (8), 4237–4248. <https://doi.org/10.1104/pp.112.201905.4237-4248>
  10. Wu, G., & Bruening, G. (1971). Two proteins from cowpea mosaic virus. *Virology*, 6 (3), 596–612.
  11. Didenko, L. F., Maksymenko, L. A., & Parkhomenko, N. Y. (1993). Fosforilirovanie in vitro belkov informosom iz list'ev durmana, infitsirovanogo X-virusom kartofelya [In vitro phosphorylation of informosome proteins from leaves of stramonium infected with potato virus X]. *Mikrobiol. Zh. — Microbiological Journal*, 55 (2), 68–74 [in Russian].
  12. Steele, K. P., & Frist, R. N. (1978). Characterisation of the 3'-termini of the RNAs of cowpea mosaic virus. *J. Virol*, 26 (2), 243–248. <https://doi.org/10.1128/jvi.26.2.243-248.1978>
  13. Maksymenko, L. O., Didenko, L. F., Parkhomenko, N. I., & Dyachenko, N. S. (2004). Fizyko-khimichni vlastyvoli i funktsionalni osoblyvosti mRNP riznoi subklitynnoi lokalizatsii roslyn *Nicotiana rustica*, urazhenykh virusom kucheriavoi karlykovosti kartopli [Physico-chemical properties and functional peculiarities of mRNP of different subcellular location of *Nicotiana rustica* plants affected by potato curly dwarf virus]. *Mikrobiol. Zh. — Microbiological Journal*, 66 (2), 47–56 [in Ukrainian].
  14. Ni, P., Cheng, K. C. (2013). Non encapsidation activities of the capsid proteins of positive-strand RNA-viruses. *Virology*, 446 (1–2), 123–132. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2013.07.023>
  15. Hoover, H. S., & Kao, C. C. (2016). Phosphorylation of the viral coat protein regulation RNA virus infection. Review. *Virus Adaption and Treatment*, 8, 13–20. <https://doi.org/10.2147/VAAT.S118440>
  16. Atabekov, J. G., Rodionova, N. P., Karpova, O. V., Kozlovsky, S. V., Novikov, V. K., & Arkhipenko, M. V. (2001). Translational activation of encapsidated potato virus X RNA by coat protein phosphorylation. *Virology*, 286 (2), 466–474. <https://doi.org/10.1006/viro.2001.1013>

Received 12.03.2024