

УДК: 581.1:632.4

Лектинова активність клітинних стінок і клітинних органел проростків озимої пшениці (*Triticum aestivum*) за біотичного стресу

Ю.М. Письменна, О.О. Панюта, В.Н. Белавя, Н.Ю. Таран

*Київський національний університет імені Тараса Шевченка (Київ, Україна)
ННЦ «Інститут біології» (Київ, Україна)
pismennaya1992@mail.ru, panyuta@ukr.net, v987@ukr.net, tarantul@univ.kiev.ua*

Досліджували зміни лектинової активності фракції клітинних стінок і сумарної фракції клітинних органел проростків озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) різних за стійкістю до патогена сортів за інфікування збудником очкової плямистості *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton. Встановили, що лектинова активність клітинних стінок неінфікованих проростків обох сортів нижча, ніж лектинова активність клітинних стінок інфікованих проростків. За інфікування лектинова активність клітинних стінок проростків обох сортів вища, ніж лектинова активність фракції клітинних органел. Реакція-відповідь у проростків пшениці відносно стійкого до збудника очкової плямистості *P. herpotrichoides* сорту Renan була виражена сильніше ніж у проростків чутливого сорту Миронівська 808. Виявлені зміни лектинової активності різних клітинних фракцій свідчать про їх участь у формуванні адаптаційного синдрому проростків пшениці до біотичного стресора.

Ключові слова: лектинова активність, клітинні стінки, клітинні органели, озима пшениця, збудник очкової плямистості.

Лектиновая активность клеточных стенок и клеточных органелл проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum*) при биотическом стрессе

Ю.Н. Письменная, О.А. Панюта, В.Н. Белавя, Н.Ю. Таран

Исследовали изменения лектиновой активности фракции клеточных стенок и суммарной фракции клеточных органелл проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) различных по устойчивости к патогену сортов при инфицировании возбудителем очковой пятнистости *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton. Установили, что лектиновая активность клеточных стенок неинфицированных проростков обоих сортов ниже, чем лектиновая активность клеточных стенок инфицированных проростков. При инфицировании лектиновая активность клеточных стенок проростков обоих сортов выше, чем лектиновая активность фракции клеточных органелл. Ответная реакция в проростках пшеницы относительно устойчивого к возбудителю очковой пятнистости *P. herpotrichoides* сорта Renan была выражена сильнее, чем в проростках восприимчивого сорта Мироновская 808. Обнаруженные изменения лектиновой активности различных клеточных фракций свидетельствуют об их участии в формировании адаптационного синдрома проростков пшеницы к биотическому стрессору.

Ключевые слова: лектиновая активность, клеточные стенки, клеточные органеллы, озимая пшеница, возбудитель очковой пятнистости.

Cell walls and cell organelles lectin activity of winter wheat (*Triticum aestivum*) seedlings under biotic stress

Y.M. Pysmennaya, O.O. Panyuta, V.N. Belava, N.Y. Taran

Changes in lectin activity of cell walls and cell organelles fractions of winter wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) varieties with different resistance to eye spot causal agent *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton were investigated. It was established that lectin activity of cell walls of uninfected seedlings was lower than lectin activity of cell walls of infected seedlings. Under infection lectin activity of cell walls of seedlings of both varieties is higher than lectin activity of cell organelles. Reaction response was more expressed in wheat seedlings of relatively resistant to pathogen variety Renan than in seedlings of susceptible variety Myronivska 808. Identified changes in activity of lectins of various cell fractions indicate their involvement in formation of wheat seedlings adaptation syndrome to biotic stressor.

Key words: lectin activity, cell walls, cell organelles, winter wheat, eyespot causal agent.

Вступ

Одним із центральних питань сучасної біології є феномен біологічного розпізнавання, з яким пов'язані формування і підтримка складної структурно-функціональної організації всіх живих організмів.

Важливе значення в цьому мають різноманітні біологічно активні речовини, що здатні впливати як на певні фізіологічні процеси, так і на метаболізм у цілому. Окреме місце серед цих речовин займають лектини та лектиноподібні білки, яким притаманні властивості сигнальних молекул, що дозволяє їм дуже швидко реагувати на вплив абіотичних і біотичних стресорів та спричиняти цілу низку метаболічних реакцій у відповідь (Антонюк, 2005).

Актуальним є питання про участь лектинів у розпізнаванні патогенних мікроорганізмів і формуванні захисних механізмів рослини. Захисна роль лектинів при фітохворобах зумовлюється їх здатністю специфічно взаємодіяти з вуглеводними компонентами поверхні патогенів, що призводить до різних змін від пригнічення процесів росту та поділу бактеріальних клітин, фіксації, гальмування чи запобігання проростання спор грибів, зміни мембранної проникності, порушення гомеостазу до загибелі патогенних мікроорганізмів. Крім того, лектини можуть бути ефекторами сигнальних систем, що активують реакції стійкості у рослин. Адже реакція рослинних тканин на дію різних стресових факторів багато в чому визначається станом саме сигнальних систем, що забезпечують скоординоване функціонування в клітинах захисно-приспосувальних механізмів. Вважається, що лектини є важливою складовою цих систем (Шакирова, 2001; Кириченко, Сергієнко, 2006; Маменко, 2014; Молодченкова, Адамовская, 2014).

Білки, що мають лектинову активність, містяться в різних органах рослини – в стеблі, листках, корені, бульбах, цибулинах, кореневищах, а також корневих бульбах і генеративних органах. Їх кількість і локалізація можуть змінюватися в широких межах, а активність залежить від біотичних і абіотичних впливів зовнішнього середовища. Є деякі закономірності зміни активності лектинів в річному циклі розвитку рослин (Левчук та ін., 2012). Вміст лектинів в клітинних стінках, плазматичних мембранах і мембранах органел дає підставу припустити, що вони, контролюючи рецепторну і транспортну функцію мембран, беруть участь у реакціях клітини на дії різних стресорів.

Хвороби сільськогосподарських культур, як один із різновидів стресу, викликають великі втрати урожаю та є основними факторами, що лімітують збільшення виробництва сільськогосподарської продукції. У зв'язку з цим важливого значення набуває вивчення молекулярних основ стійкості рослин до фітопатогенів загалом і до грибних, зокрема (Молодченкова і др., 2012).

Нез'ясованим залишається питання участі лектинів різних клітинних фракцій у формуванні загальної відповіді рослинної клітини на стрес, зокрема на дію біотичного чинника.

У зв'язку з цим, метою нашої роботи було дослідити зміни активності лектинів фракції клітинних стінок і сумарної фракції клітинних органел проростків озимої пшениці сортів Миронівська 808 і Renan за інфікування фітопатогенним грибом *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton.

Матеріали і методи дослідження

У дослідях в якості рослинного матеріалу використовували проростки озимої пшениці (*Triticum aestivum*) двох сортів, які відрізняються за стійкістю до збудника очкової плямистості *P. herpotrichoides* – чутливого Миронівська 808 та відносно стійкого Renan.

Стерилізоване насіння вирощували у піщаній культурі (кварцовий пісок – марка ВС-050-2 за ГОСТ 22551–77, фракція №4 0,8–1,6 мм), інфікували суспензією конідій збудника очкової плямистості (Панюта та інші, 2014). Використовували високовірulentний штам 543 7/1 *P. herpotrichoides* (за Міжнародним каталогом назв грибів [Index Fungorum] сучасна назва цього гриба – *Oculimacula yallundae* (Wallwork & Spooner) Crous & W. Gams), який був люб'язно наданий лабораторією імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб Інституту захисту рослин НААН України. Рослини вирощували за температури 24°C, освітлення 6 клк, за умов 16-тигодинного фотоперіоду, використовували живильне середовище Хогланда-Арнона (Гродзинский, Гродзинский, 1973). Відбір рослинного матеріалу проводили на 5, 7 і 9 добу після зараження, що співпадає з фазами розвитку інфекції.

Лектиноподібні білки клітинних стінок і фракцій клітинних органел виділяли за методикою, описаною Комаровою зі співавторами (Комарова, Вискребенцева, Трунова, 1995) з нашими модифікаціями. Наважку рослинного матеріалу гомогенізували в розчині «А», який містив 20 мМ калій-фосфатний буфер (рН 7,4), 0,05 мМ фенілметилсульфонілфторид (ФМСО), 0,5 мМ дитіотрейтол (ДТТ), 10 мМ етилендіамінтетраоцтову кислоту (ЕДТА) і 0,36 М сахарозу при співвідношенні наважки і буфера 1:3 (маса:об'єм). Гомогенат центрифугували 10 хв при 10000 г.

Для виділення лектиноподібних білків клітинних стінок отриманий осад, що містить клітинні стінки, для промивання тричі центрифугували по 5 хв при 10000 г у 20 мМ калій-фосфатному буфері (рН 7,4). Осад ресуспендували в тому ж буфері та центрифугували 10 хв при 10000 г. Надосадову

рідину відкидали, а з осаду (клітинні стінки) виділяли лектиноподібні білки розчином «Б», який містив 20 мМ калій-фосфатний буфер (рН 7,4), 0,05 мМ ФМСО, 0,5 мМ ДТТ, 10 мМ ЕДТА, 0,36 М сахарозу, 0,9% хлорид натрію, 0,05% Тритон X-100, настоювали впродовж 4 год при постійному перемішуванні. Екстракт центрифугували 30 хв при 20000 г. В надосадовій рідині визначати лектинову активність (ЛА).

Для виділення лектиноподібних білків фракції клітинних органел надосадову рідину, яку отримали після гомогенізування наважки рослинного матеріалу, центрифугували 60 хв при 100000 г. Супернатант зливали, а осад, який містить елементи клітин, ресуспендували в розчині «В», який містив 20 мМ калій-фосфатний буфер (рН 7,4), 0,05 мМ ФМСО, 0,5 мМ ДТТ, 10 мМ ЕДТА, 0,36 М сахарозу і 0,05% Тритон X-100, подрібнювали у скляному гомогенізаторі 10-15 хв і центрифугувати 10 хв при 5000 г. В надосадовій рідині визначати ЛА.

Лектинову активність визначали методом ратусеритроаглютинації (Погоріла та ін., 2002). ЛА розраховували за формулою, як величину, обернену до мінімальної концентрації білка, що викликала реакцію аглютинації еритроцитів щура. Вміст загального білка у виділених екстрактах визначали за методом Бредфорд (Bradford, 1976).

Вміст фотосинтетичних пігментів визначали спектрофотометрично (UV Spectrophotometer UV-1800 Shimadzu, Японія) у спиртовому екстракті за величиною оптичної густини. Концентрацію пігментів розраховували за стандартними формулами (Гавриленко и др., 1975).

Результати оброблені статистично. Достовірність різниці між варіантами оцінювали за критерієм Стьюдента при рівні значимості $p \leq 0,05$ (Доспехов, 1985).

Результати та обговорення

В результаті проведених досліджень встановили, що лектиноподібні білки клітинних стінок і клітинних органел по-різному реагують на інфікування фітопатогенним грибом *P. herpotrichoides*.

Найвища ЛА фракції клітинних стінок неінфікованих та інфікованих проростків сортів Renan і Миронівська 808 спостерігалася на 5 добу експерименту, після чого спадала (рис. 1).

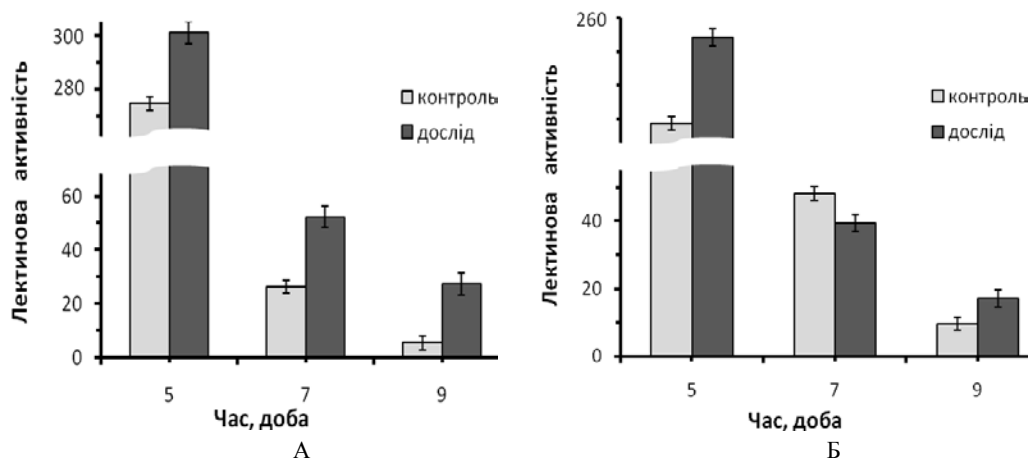


Рис. 1. Лектинова активність ((мг/мл)⁻¹) клітинних стінок проростків пшениці за інфікування *P. herpotrichoides*: А – сорт Renan, Б – сорт Миронівська 808

Високе значення ЛА на 5 добу може бути пов'язане з тим, що такий вік проростка відповідає III фазі проростання насіння – фазі росту коренів у проростків пшениці. Саме клітини коренів першими стикаються з *P. herpotrichoides*, оскільки в умовах агроценозу конідії гриба зберігаються в ґрунті (а в лабораторних умовах суспензією конідій інокулювали насіння у ґрунті). У разі інфікування клітинна стінка є першим бар'єром, з яким взаємодіє фітопатоген, а лектини клітинної стінки беруть участь у сприйнятті та передачі зовнішнього сигналу в різні компартменти клітини (Showalter, 1993). Наші дані про поступове зниження ЛА клітинних стінок корелюють з даними літератури про виділення коренями проростків, що розвиваються, лектинів у ґрунт для формування власного мікросередовища аби запобігти розвитку небажаних мікроорганізмів (Белавя та ін., 2009).

Слід зазначити, що за інфікування ЛА клітинних стінок у проростків пшениці відносно стійкого сорту Renan впродовж експерименту у 1,3-1,6 рази була вищою за таку у проростків чутливого сорту

Миронівська 808 (рис. 1). Це пов'язано з рівнем стійкості досліджуваних сортів до даного патогену (Панюта та ін., 2014; Белава та ін., 2009). Динаміка ЛА фракції клітинних органел відрізнялася від динаміки ЛА фракції клітинних стінок.

Лектинова активність фракції клітинних органел у неінфікованих проростків пшениці сорту Renap зростала впродовж експерименту (максимального значення – $12,99 \text{ (мг/мл)}^{-1}$ набувала на 9 добу) (рис. 2, А). Тоді як у інфікованих проростків пшениці цього сорту найвища ЛА фракції клітинних органел – $51,05 \text{ (мг/мл)}^{-1}$ виявлена раніше – на 7 добу. Тобто у здорових проростків сорту Renap спостерігалось поступове прогресивне накопичення цих захисних білків, у той час, як за інфікування – реєстрували стрімке наростання активності сполуки, що відповідає за міжклітинне розпізнавання й зв'язування та запуск сигнальних систем, що, безперечно, вказує на участь лектинів у формуванні реакцій-відповідей на вплив патогену. Спад ЛА до 9 доби може пояснюватися тим, що на цей час взаємодії рослини-живителя та чужинного агента відбувається максимальне зв'язування наявними молекулами лектину та лектиноподібних білків чужих клітин і гальмування проникнення та подальшого розповсюдження.

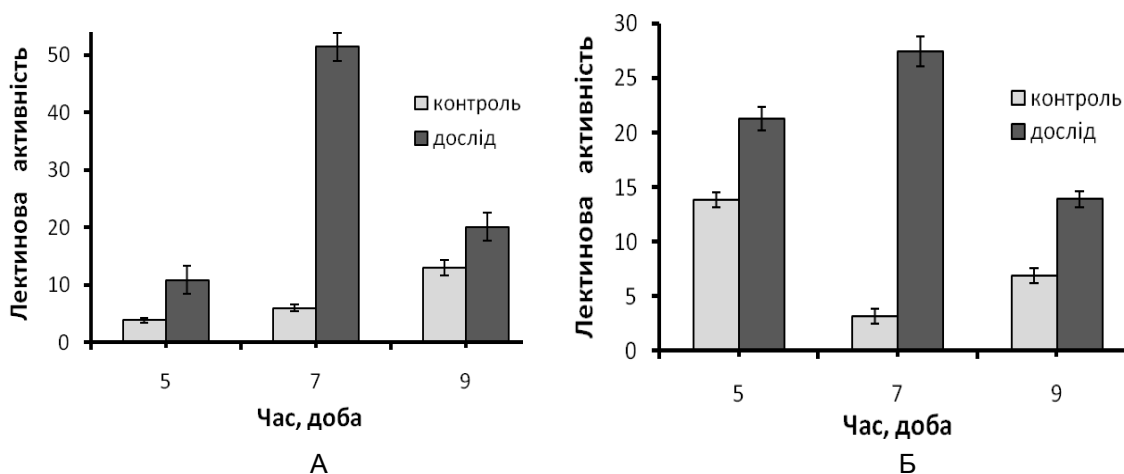


Рис. 2. Лектинова активність ((мг/мл)⁻¹) органел проростків пшениці за інфікування *P. herpotrichoides*: А – сорт Renap, Б – сорт Миронівська 808

У неінфікованих проростків пшениці чутливого сорту Миронівська 808 максимальна ЛА фракції клітинних органел – $13,83 \text{ (мг/мл)}^{-1}$ зафіксована на 5 добу (рис. 2, Б). На 7 добу ЛА зменшувалася у 4,3 раза порівняно з 5 добою, а на 9 добу – зростала у 2,2 раза, але була нижчою у 2,0 рази ніж на 5 добу. Можна сказати, що за досліджуваний час відбувалося нерівномірне зниження ЛА органел, що збігається з даними наших попередніх робіт. Слід звернути увагу на те, що за інфікування найвища ЛА фракції клітинних органел у проростків пшениці сорту Миронівська 808 – $27,49 \text{ (мг/мл)}^{-1}$ відмічена на 7 добу, як і у відносно стійкого сорту Renap, проте коливання цього показника менш динамічні, ніж у резистентного сорту. Це пов'язано зі слабкими захисними реакціями чутливого сорту, а також стратегією маскування фітопатогенного гриба.

Отже, за інфікування найвища лектинова активність фракції клітинних органел у проростків пшениці обох сортів виявлена на 7 добу і вона перевищувала ЛА клітинних органел неінфікованих проростків у 8,5 рази для обох сортів. Крім того, у інфікованих проростків пшениці чутливого сорту Миронівська 808 ЛА фракції клітинних органел на 7 добу була у 1,87 рази нижчою, ніж у інфікованих проростків відносно стійкого сорту Renap (рис. 2). Вищий рівень ЛА клітинних органел у проростків пшениці відносно стійкого сорту Renap за інфікування може свідчити про якісні зміни у функціонуванні їх лектин-лігандної системи, що, можливо, пов'язане з формуванням стійкості до збудника.

Вища ЛА фракції клітинних стінок, ніж фракції клітинних органел у контрольних проростків обох сортів може бути наслідком формування клітинних стінок (рис. 1, 2). Також є дані, що ЛА в основному виявлена у клітинних стінках (Алексидзе, Выскребенцева, 1986). За інфікування відбувається укріплення клітинних стінок, суттєве значення в якому мають структурні білки рослин, зокрема оксипролін-багаті білки – екстенсини, арабіногалактанові білки та лектини (Плотникова, 2007). Отже, можлива участь лектинів і лектиноподібних білків в укріпленні клітинних стінок.

Слід зазначити, що динаміка ЛА фракції клітинних стінок суттєво відрізняється від динаміки ЛА органел. На нашу думку, це пояснюється тим, що роль лектинів і лектиноподібних білків різних фракцій у формуванні реакції-відповіді на патогенез різна.

За даними літератури накопичення лектинів пов'язане з індукцією стійкого стану у рослини-живителя (Шакирова, 2001). Результати наших досліджень показали, що реакція-відповідь у проростків пшениці відносно стійкого до збудника очкової плямистості сорту Renan була виражена сильніше, ніж у проростків чутливого сорту Миронівська 808. Вищий рівень ЛА проростків пшениці сорту Renan може бути пов'язаний з наявністю в рослинах цього сорту одного із чотирьох відомих генів стійкості до *P. herpotrichoides* – гена *Pch1* (Wei et al., 2011).

Захисні функції лектинів і лектиноподібних білків пов'язують із передачею сигналів ззовні в середину клітини, що пов'язано з йонними потоками, які виникають у результаті зміни проникності мембран за взаємодії мембранних лектинів з глікокон'югатами патогенів (Любимова, Салькова, 1988; Комарова и др., 1993; Белавя та ін., 2009). Тобто лектини і лектиноподібні білки мембран органел беруть участь у сприйнятті зовнішніх сигналів клітиною. Можливо зміна ЛА фракції клітинних органел пов'язана зі зміною активності мембран за патогенезу.

Однією із функцій лектинів і лектиноподібних білків є розпізнавання та іммобілізація патогенів у результаті зв'язування вуглеводів клітинних стінок останніх. Таке зв'язування є першим етапом запуску реакції надчутливості під час інфікування. У літературі є дані про залучення лектинів пшениці, зокрема аглютиніну зародків пшениці, в посилення продукування активних форм кисню, що підтверджує припущення про здатність лектинів запускати в рослині-живителі захисні реакції, у тому числі і реакцію надчутливості, у відповідь на інфікування (Маменко, 2014).

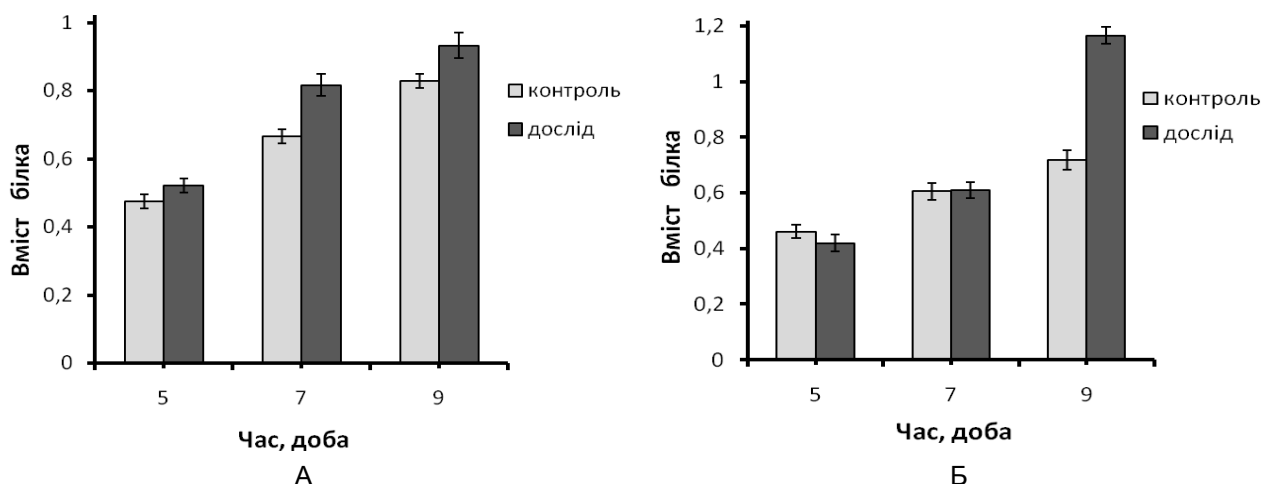


Рис. 3. Вміст білка (мг/г) у фракції клітинних стінок проростків пшениці за інфікування *P. herpotrichoides*: А – сорт Renan, Б – сорт Миронівська 808

Зміна ЛА під час інфікування може бути наслідком як трансляційних, так і посттрансляційних змін. Швидке зростання ЛА можливе в результаті конформаційних перебудов молекули білка і зміни доступності вуглевод-зв'язуючих центрів або збільшення кількості цих білків за рахунок їх новоутворення. Крім того, під час стресу може змінюватися вуглеводний склад клітини, внаслідок чого збільшення або зменшення зв'язування лектинів зі специфічними для них вуглеводами може впливати на їх активність (Тимофеева и др., 2010).

Важливе значення для життєдіяльності рослин має білковий обмін. Кількісний вміст білка є якісним показником життєздатності рослинного організму. Вміст білка у рослинах залежить як від видових і сортових особливостей, так і від впливу факторів довкілля.

У всіх варіантах дослідження вміст загального білка у фракції клітинних стінок зростав впродовж експерименту, але він був нижчим за вміст білка у фракції клітинних органел у 1,4-2,8 рази (рис. 3, 4).

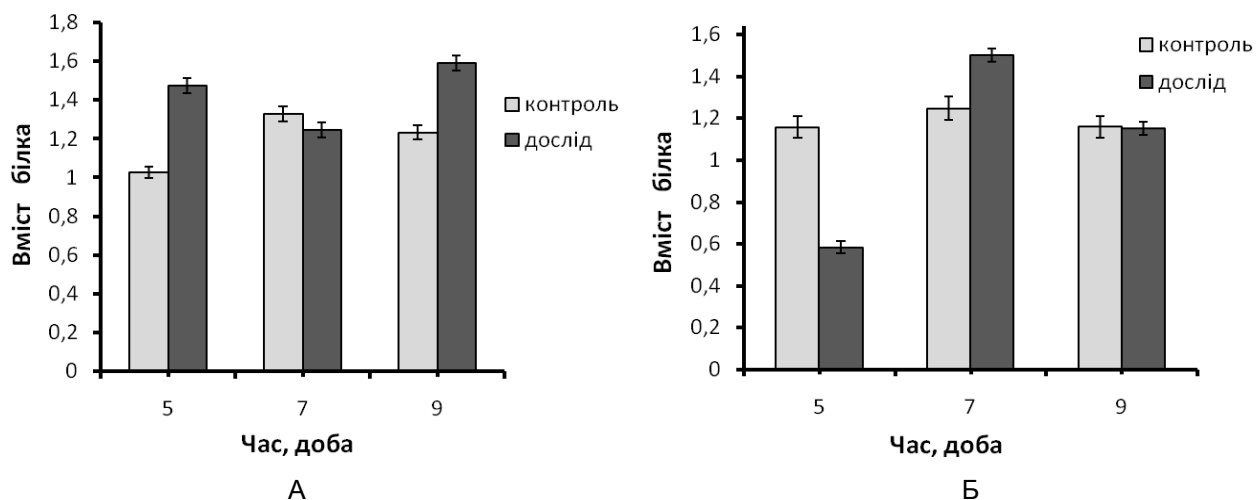


Рис. 4. Вміст білка (мг/г) у фракції клітинних органел проростків пшениці за інфікування *P. herpotrichoides*: А – сорт Renan, Б – сорт Миронівська 808

Вміст білка в клітинах проростків озимої пшениці залежить не тільки від місця локалізації в клітині, але й від сорту пшениці. У проростків пшениці сорту Renan вміст білка вищий, ніж у проростків сорту Миронівська 808.

Зміна вмісту або активності білків є однією з ознак їх участі у реакції стійкості/чутливості рослини, що підтвердили результати наших досліджень.

Чутливим показником фізіологічного стану рослин, який відображає інтенсивність фотосинтезу та адаптаційні перебудови метаболізму, є вміст фотосинтетичних пігментів. За кількістю пігментів в рослинних клітинах можна дати загальну оцінку стану рослинного організму.

Відношення суми хлорофілів (a+b) до каротиноїдів у інфікованих проростків пшениці досліджуваних сортів виявилось у 1,2–4,3 рази вищим, ніж у контрольних проростків (рис. 5), що є ознакою стресового стану рослинного організму за інфікування.

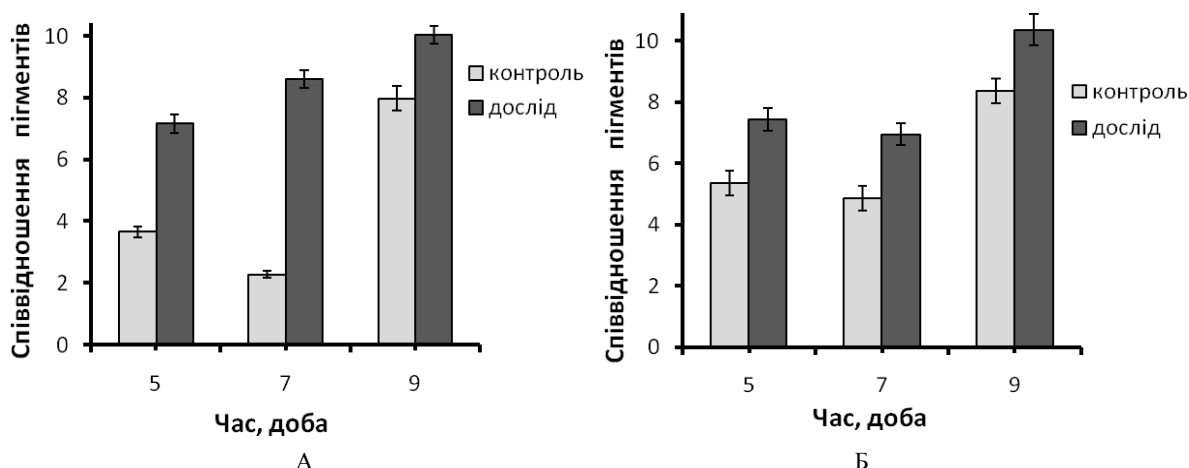


Рис. 5. Відношення суми хлорофілів (a+b) до каротиноїдів в клітинах проростків пшениці за інфікування *P. herpotrichoides*: А – сорт Renan, Б – сорт Миронівська 808

Висновки

Спостерігали залежність рівня активності лектинів від клітинної локалізації.

Дослідження зміни активності лектинів фракції клітинних стінок і фракції клітинних органел проростків пшениці сортів Renan і Миронівська 808 за інфікування збудником очкової плямистості *P. herpotrichoides* показало, що у реакції-відповіді на інфікування швидше реагували лектини клітинних

стінок, найвища активність яких зафіксована на 5 добу. У фракції клітинних органел максимальна активність лектинів виявлена на 7 добу.

Реакція-відповідь у проростків пшениці відносно стійкого до збудника очкової плямистості *P. herpotrichoides* сорту Renan була виражена сильніше, ніж у проростків чутливого сорту Миронівська 808.

Той факт, що за інфікування активність лектинів фракції клітинних стінок і фракції клітинних органел була вищою за активність лектинів у контрольних неінфікованих проростків свідчить про їх участь у формуванні адаптаційного синдрому проростків пшениці до біотичного стресора.

Список літератури

- Алексидзе Г.Я., Вискребенцева Э.И. Субклеточная локализация лектинов в корнеплоде сахарной свеклы разного возраста // Физиология растений. – 1986. – Т. 33, № 2. – С. 213-220. / Aleksidze G.Ya., Vyiskrebentseva E.I. Subkletochnaya lokalizatsiya lektinov v korneplode saharnoy sveklyi raznogo vozrasta // Fiziologiya rasteniy. – 1986. – Т. 33, # 2. – С. 213-220.
- Антонюк В.О. Лектини та їх сировинні джерела. – Львів: Кварт, 2005. – 554 с. / Antonyuk V.O. Lektyny ta yikh syrovynni dzherela. – L'viv: Kwart, 2005. – 554 s.
- Белавя В.Н., Панюта О.О., Таран Н.Ю. Роль лектинів у захисних реакціях рослин до фітопатогенів // Физиология и биохимия культурных растений. – 2009. – Т. 41, № 3. – С. 221-234. / Belava V.N., Panyuta O.O., Taran N.Yu. Rol' lektyniv u zakhysnykh reaktsiyakh roslin do fitopatoheniv // Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy. – 2009. – Т. 41, # 3. – С. 221-234.
- Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. – М: Высшая школа, 1975. – 392 с. / Gavrilenko V.F., Ladygina M.E., Handobina L.M. Bolshoy praktikum po fiziologii rasteniy. – M: Vysshaya shkola, 1975. – 392 s.
- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. – К.: Наукова думка, 1973. – 592 с. / Grodzinskiy A.M., Grodzinskiy D.M. Kratkiy spravochnik po fiziologii rasteniy. – K.: Naukova dumka, 1973. – 592 s.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с. / Dospheov B.A. Metodika polevogo opyita (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy) – M.: Agropromizdat, 1985. – 351 s.
- Кириченко О.В., Сергиенко В.Г. Фунгітоксична активність рослинних лектинів // Физиология и биохимия культурных растений. – 2006. – Т. 38, № 6. – С. 526-534. / Kyrychenko O.V., Serhiyenko V.H. Funhitoksychna aktyvnist' roslinnykh lektyniv // Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy. – 2006. – Т. 38, # 6. – С. 526-534.
- Комарова Э.Н., Вискребенцева Э.И., Трунова Т.И. Изменение лектиновой активности клеточных стенок этилированных проростков озимой пшеницы в процессе закаливания к морозу // Докл. РАН. – 1993. – Т. 329. – С. 680-682. / Komarova E.N., Vyiskrebentseva E.I., Trunova T.I. Izmenenie lektinovy aktivnosti kletochnykh stенок etiolirovannykh prorstkov ozimoy pshenitsyi v protsesse zakalivaniya k morozu // Dokl. RAN. – 1993. – Т. 329. – С. 680-682.
- Комарова Э.Н., Вискребенцова Э.И., Трунова Т.И. Изменение лектиновой активности меристемы узла кущения озимой пшеницы при закаливании к морозу // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 4. – С. 612-615. / Komarova E.N., Vyiskrebentseva E.I., Trunova T.I. Izmenenie lektinovy aktivnosti meristemy uzla kuscheniya ozimoy pshenitsyi pri zakalivanii k morozu // Fiziologiya rasteniy. – 1995. – Т. 42, # 4. – С. 612-615.
- Левчук Г., Войтович О., Лях В. Зміна характеристик лектиноподібних білків льону олійного в онтогенезі // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2012. – Вип. 60. – С. 307-314. / Levchuk H., Voytovych O., Lyakh V. Zmina kharakterystyk lektinopodobnykh bilkiv l'onu oliynoho v ontogenezi // Visnyk L'vivskoho universytetu. Seriya biolohichna. – 2012. – Vypusk 60. – С. 307-314.
- Любимова Н.В., Салькова Е.Г. Лектин-углеводное взаимодействие во взаимоотношениях растение-патоген // Прикладная биохимия и микробиология. – 1988. – Т. 24, № 5. – С. 595-606. / Lyubimova N.V., Salkova E.G. Lektin-uglevodnoe vzaimodeystvie vo vzaimotnosheniyah rastenie-patogen // Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya. – 1988. – Т. 24, # 5. – С. 595-606.
- Маменко П.Н. Функции лектинов растений при абиотических и биотических стрессах // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46, № 2. – С. 95-107. / Mamenko P. N. Funktsii lektinov rasteniy pri abioticheskikh i bioticheskikh stressah // Fiziologiya rasteniy i genetika. – 2014. – Т. 46, # 2. – С. 95-107.
- Молодченкова О.О., Адамовская В.Г., Досенко В.Е., Тихонов П.С. Лектиновая активность и экспрессия генов лектина проростков пшеницы при инфицировании грибными патогенами и действии салициловой кислоты // Вісн. Харк. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. – 2012. – Вип. 2. – С. 54-60. / Molodchenkova O. O., Adamovskaya V. G., Dosenko V. E., Tihonov P. S. Lektinovaya aktivnost i ekspressiya genov lektina prorstkov pshenitsyi pri infitsirovaniy gribnymi patogenami i deystvii salitsilovoy kislotyi // Vlsn. Hark. nats. agrar. un-tu. Ser. Biologiya. – 2012. – Vypusk 2. – С. 54-60.
- Молодченкова О.О., Адамовская В.Г. Лектины и защитные реакции растений // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. – 2014. – Вип. 1, №31. – С. 30-46. / Molodchenkova O.

O., Adamovskaya V. G. Lektyny i zaschitnyie reaktsii rasteniy // Visnyk Kharkivs'koho natsional'noho ahrahnoho universytetu. Seriya biolohiya. – 2014. – Vypusk 1, #31. – S. 30-46.

Панюта О.О., Белавя В.Н., Таран Н.Ю. Патент на корисну модель 389960, Україна, А01Н 1/04. Спосіб інфікування для оцінки рівня стійкості озимої пшениці до збудника церкоспорельозу – Бюл. №9. Заяв. 01.11.2013. Опубл. 12.05.2014. / Panyuta O.O., Belava V.N., Taran N.Yu. Patent na korysnu model' 389960, Ukrayina, A01N 1/04. Sposib infikuvannya dlya otsinky rivnya stiykosti ozymoyi pshenytsi do zbudnyka tserkosporel'ozu – Byul. #9. Zayav. 01.11.2013. Opubl. 12.05.2014.

Плотникова Л.Я. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям. – М.: Колос, 2007. – 359 с. / Plotnikova L.Ya. Immunitet rasteniy i selektsiya na ustoychivost k boleznyam i vreditelyam. – М.: Kolos, 2007. – 359 s.

Погоріла Н.Ф., Суржик Л.М., Погоріла З.О. Новий спосіб тестування лектинів рослин // Український ботанічний журнал. – 2002. – Т.59, №2. – С. 217–220. / Pohorila N.F., Surzhyk L.M., Pohorila Z.O. Novyy sposib testuvannya lektyniv roslin // Ukrayins'kyi botanichnyy zhurnal. – 2002. – T.59, #2. – S. 217–220.

Тимофеева О.А., Невмержицкая Ю.Ю., Московкина М.А. Активность и состав лектинов клеточной стенки пшеницы при действии низких температур и ингибиторов кальциевой сигнальной системы // Физиология растений. – 2010. – Т. 57, №2. – С. 209-216. / Timofeeva O.A., Nevmerzhitskaya Yu.Yu., Moskovkina M.A. Aktivnost i sostav lektinov kletochnoy stenki pshenitsyi pri deystvii nizkih temperatur i ingibitorov kaltsievoy signalnoy sistemy // Fiziologiya rasteniy. – 2010. – T. 57, #2. – S. 209-216.

Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. — Уфа: Гилем, 2001. — 160 с. / Shakirova F.M. Nespetsificheskaya ustoychivost rasteniy k stressovym faktoram i ee regulyatsiya. — Ufa: Gilem, 2001. — 160 s.

Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений // Журнал общей биологии. – 2007. – Т.68, № 2. – С. 98–114. / Shakirova F.M., Bezrukova M.V. Sovremennyye predstavleniya o predpolagaemykh funktsiyah lektinov rasteniy // Zhurnal obschey biologii. – 2007. – T.68, # 2. – S. 98–114.

Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / Analytical Biochemistry. – 1976. – V. 72, N1-2. – P. 248-254.

Showalter A.M. Structure and function of plant cell wall proteins // Plant Cell. – 1993. – V. 5, N1. – P. 9-23.

Wei Le, Muranty H., Zhang H. Advances and prospects in wheat eyespot research: contributions from genetics and molecular tools // Journal of Phytopathology. – 2011. – V. 159, N7-8. – P. 457-470.

Представлено: О.В. Кириченко / Presented by: O.V. Kyrychenko

Рецензент: А.М. Самойлов / Reviewer: A.M. Samoilov

Подано до редакції / Received: 12.10.2014