

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ИНСТИТУТ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ МЕДИЦИНЫ И БИОЛОГИИ

КАФЕДРА БОТАНИКИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Направление: 06.03.01 - биология

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

Дипломная работа

ЛЕКТИНЫ КЛЕТОЧНЫХ СТЕНОК В РАСТЕНИЯХ ПШЕНИЦЫ ПРИ
ПАТОГЕНЕЗЕ

Работа завершена:

« ___ » _____ 20__ г. _____ (К.М. Шалимова)

Работа допущена к защите:

Научные руководитель

к.б.н., доцент

« ___ » _____ 20__ г. _____ (Ю. Ю. Невмержицкая)

Заведующий кафедрой

д.б.н., профессор

« ___ » _____ 20__ г. _____ (О. А. Тимофеева)

Казань – 2016

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

PAMP (pathogen-associated molecular patterns) – патогенные молекулярные структуры

MAMP (microbial-associated molecular patterns) – микробные молекулярные структуры

DAMP (damage-associated molecular patterns) – молекулярные структуры патогенов, связанные с повреждением

PRR (pattern recognition receptors) – рецепторы, распознающие молекулярные структуры патогенов

СЧ-реакция – реакция сверхчувствительности

SAR (systemic acquired resistance) – системная приобретенная устойчивость

ISR (induced systemic resistance) – индуцированная системная устойчивость

СК – салициловая кислота

ЖАК – жасмоновая кислота

АМП – антимикробные пептиды

PR-белки (pathogenesis-related) – имеющие отношение к патогенезу белки

АЗП – агглютинин зародышей пшеницы

ФМСФ – фенилметилсульфонилфторид

СОДЕРЖАНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	2
ВВЕДЕНИЕ	5
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	7
1.1 Иммуниет растений	7
1.1.1 Классическая теория фитоиммунитета	7
1.1.2 Современная теория фитоиммунитета	7
1.1.3 Системная устойчивость растений	11
1.2 Белки, связанные с патогенезом растений	13
1.2.1 Антимикробные пептиды	14
1.2.2 PR-белки растений	17
1.2.3 S-подобные РНКазы	22
1.3 Общие сведения о белках лектинах	23
1.3.1 Участие лектиновых белков в патогенезе	24
1.4 Грибы – возбудители болезней растений	27
1.4.1 Патогенный вид грибов <i>Fusarium oxysporum</i>	27
1.4.2 Патогенные грибы рода <i>Aspergillus</i>	30
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ	32
2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	32
2.1 Объект исследования	32
2.2 Схема опытов	33
2.3 Методы исследований	34
2.3.1 Выделение и очистка лектинов клеточной стенки	34
2.3.2 Приготовление эритроцитов	37
2.3.3 Определение агглютинирующей активности лектинов	37
2.3.4 Определение индекса развития болезни	38
2.3.4 Статистическая обработка результатов	38

3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	39
3.1 Влияние фитопатогенов на всхожесть и рост растений яровой пшеницы	39
3.2 Влияние инфицирования на молекулярную гетерогенность лектинов клеточной стенки проростков пшеницы	45
ВЫВОДЫ	53
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	54

ВВЕДЕНИЕ

Растения подвергаются воздействию огромного количества грибов, микробов, вирусов, некоторые из которых способны преодолевать защитные механизмы и вызывать заболевания. Устойчивость растений к патогенам основывается на сложной сети конститутивных и индуцированных защитных барьеров, в контроле которых задействовано большое число генов.

Клеточная стенка является первым препятствием, которое должны преодолеть патогенные микроорганизмы. Успешная защита на уровне клеточной стенки может остановить вторжение подавляющего большинства потенциальных фитопатогенов. Следующим защитным барьером на пути патогена является врожденная иммунная система растения.

В ряде обзорных работ [Шакирова, Безрукова, 2007; Бабоша, 2008; Марков, Хавкин, 1993] приведены многочисленные данные о возможной защитной роли лектинов против фитопатогенов. Однако конкретные механизмы защитного действия лектинов еще остаются дискуссионными.

Одной из функций лектинов является специфическое связывание углеводных компонентов чужеродных организмов, их инактивация и защита растения от поражения [Любимова, Салькова, 1988]. Таким образом, значительное распространение лектинов в разных систематических группах растений, их наличие практически во всех органах и тканях растений, а также биологическая активность подтверждают важную роль этих белков в процессах жизнедеятельности.

Лектин может служить рецептором для распознавания растением широкого набора патогенов благодаря способности взаимодействовать с разными макромолекулами микроорганизмов при наличии в их составе характерной для лектина углеводной группы, доступной для контакта на начальных этапах инфицирования. Индуцированная лектин-углеводным распознаванием реализация экспрессии генетической информации механизма устойчивости растений является важным звеном защитной системы растений от фитозаболеваний.

Большое значение в сдерживании развития болезней имеет агротехника и обязательное обеззараживание семенного материала, а также использование химических средств, подавляющих развитие фитопатогена. Поэтому, одним из перспективных и экологически безопасных способов защиты растений является использование препаратов, стимулирующих защитные механизмы растительного организма.

Цель работы состояла в выявлении протекторного действия стевиозида на патоген-индуцированные изменения физиолого-биохимических параметров растений яровой пшеницы.

В связи с поставленной целью были выдвинуты следующие задачи:

1. изучить влияние неспецифических и специфических фитопатогенов на морфометрические параметры проростков яровой пшеницы;
2. исследовать действие фитопатогенов на полипептидный состав лектиновых белков клеточной стенки;
3. проанализировать влияние предварительной обработки стевиозидом на рост и полипептидный состав белков клеточной стенки растений пшеницы.

ВЫВОДЫ

1. Заражение растений пшеницы сорта Омская-33 фитопатогенами *F.oxysporum* и *A.niger* приводило к снижению всхожести и ингибированию роста проростков.

2. Инфицирование растений фитопатогенами *F.oxysporum* и *A.niger* приводило к качественным и количественным изменениям белков клеточной стенки, что указывает на участие лектинов клеточной стенки в процессах патогенеза.

3. Предварительная обработка растений стевиозидом (10^{-8} М) уменьшала эффект возбудителей фитозаболеваний на рост растений, всхожесть и индекс развития заболевания, что свидетельствует о его защитном действии при биотическом стрессе.

4. Стевиозид индуцировал образование в клеточных стенках проростков пшеницы, инфицированных микромицетами, лектиновых белков с молекулярными массами 114, 86, 35 кДа, вероятно участвующих в узнавании и инактивации патогенов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

- 1) **Бабаянц, Л.Т.** Оценка устойчивости пшеницы к фузариозной гнили. [Текст] / Л.Т. Бабаянц, Е.А. Ключковская // Методические рекомендации. – 1988. – С.1-20.
- 2) **Бабоша, А.В.** Индуцибельные лектины и устойчивость растений к патогенным организмам и абиотическим стрессам [Текст] / А.В. Бабоша// Биохимия. – 2008. – Т.73, вып. 7 – С. 1007-1022.
- 3) **Валидов, Ш.З.** Биоконтроль корневой гнили томатов бактериями рода *Pseudomonas* в искусственном субстрате [Текст]: дис. ... док. наук. Защищена 06.12.2007 / Ш.З. Валидов; Лейденский ун-т, 2007. – 115 л.
- 4) **Гагкаяева, Т.Ю.** Микробиота зерна – показатель его качества и безопасности [Текст]/ Т.Ю. Гагкаяева, А.П. Дмитриева, В.А. Павлюшин // Проблемы фитосанитарии – 2012. - Т.1. – С. 14-18.
- 5) **Громова, Б.Б-О.** Методика определения неспецифической устойчивости картофеля к возбудителю фитофтороза по лектинам листьев [Текст]/ Б.Б-О. Громова, М.В. Патрикеева, Н.А. Житлева// ВИЗР. – 1990. – Т.36. – С. 12.
- 6) **Дементьева, М.И.** Фитопатология [Текст] / М.И. Дементьева; учеб. пособие для высш. с.-х. учеб. заведений. – М.: Колос, 1977 – 368 с. – ISBN отсутствует.
- 7) **Дьяков, Ю.Т.** Пятьдесят лет теории «ген-на-ген» [Текст]// Успехи соврем. биологии. – 1996. – Т. 116. - С. 293–305.
- 8) **Дьяков, Ю.Т.** Фундаментальная фитопатология [Текст] / Ю.Т. Дьяков, С.Ф. Багирова, В.Г. Джавахия, О.Л. Озерцовская, Н.А. Проворов [и др.]; под ред. Ю.Т. Дьякова. - М.: Красанд, 2012. – 512 с. - ISBN 978-396-00406-1.
- 9) **Егоров, Ц.А.** Защитные пептиды иммунитета растений [Текст] / Ц.А. Егоров, Т.И. Одинцова // Биоорганическая химия. – 2012. – Т. 38, № 1. – С. 7-17

- 10) **Кириченко, Е.В.** Лектин сои как компонент комплексного биопрепарата на основе *Bradyrhizobium japonicum 6346* [Текст] / Е.В. Кириченко, Л.В. Титова // Прикладная биохимия и микробиология. – 2006. – Т. 42. – С. 219-223.
- 11) **Лахтин, В.М.** Лектины в исследованиях белков и углеводов [Текст] / В.М. Лахтин // Итоги науки и техники. Сер: Биотехнология. - 1987. - Т.2. - С.156- 169.
- 12) **Лисицын, В.Н.** Лекарственное растение стевия [Текст] / В. Н. Лисицын, В. М. Апреленко // Московские аптеки. – 1999. – Т. 9. – С. 21.
- 13) **Любимова, Н.В.** Прикладная биохимия и микробиология [Текст] / Н.В. Любимова, Е.Г. Сальникова // Прикладная биохимия и микробиология – 1988. – Т. 24, № 5. – С. 596-606.
- 14) **Любимова, Н.В.** Процессы межклеточного узнавания и индуцирование устойчивости клубней картофеля к болезням [Текст] / Н.В. Любимова, В.Д. Щербухин // Прикладная биохимия и микробиология. - 1991. - Т. 27, №1. - С. 3-16.
- 15) **Марков, Е.Ю.** Лектины растений: предполагаемые функции [Текст] / Е.Ю. Марков, Э.Е. Хавкин // Физиология растений. - 1983. – Т. 30, №5. - С. 852-867.
- 16) **Монастырский, О.А.** Влияние поражения хранящегося зерна злаковых культур вредителями на заражение аспергиллезом [Текст] / О.А. Монастырский // Агрорус. – 2014. – Т. 7, № 9. – 15-16.
- 17) **Невмержицкая, Ю. Ю.** Стевиозид повышает устойчивость озимой пшеницы к действию низких температур и тяжелых металлов [Текст] / Ю. Ю. Невмержицкая, О. А. Тимофеева, А. Л. Михайлов, А. С. Стробыкина, И. Ю. Стробыкина, В. Ф. Миронов // Доклады академии наук. – 2013. – Т. 452. – С. 346–349.
- 18) **Омелечкина, Ю.В.** Ответные реакции растений на действие фитопатогена *Clavibacter michiganensis ssp. sepedonicus* при совместимых и несовместимых взаимоотношениях организмов [Текст]

- : дис. ... канд. биол. наук 03.01.05. Защищена 17.06.2015 / Ю.В. Омелечкина; Сибир. институт физиологии и биохимии растений – Иркутск, 2015. – 162 л.
- 19) **Сангаев С.С.** Роль экстраклеточных рибонуклеаз в физиологических процессах высших растений [Текст] / С.С. Сангаев, А.В. Кочетов, С.С. Ибрагимова // Информ. вестник ВОГиС. – 2010. - Т. 14, № 1. - С. 232–242.
- 20) **Сытников, Д.М.** Участие лектинов в физиологических процессах растений [Текст] / Д.М. Сытников, С.Я. Коць // Физиология и биохимия культурных растений. – 2009. – Т. 41, № 4. – С. 279-296.
- 21) **Трифонова, Е.А.** Роль нуклеаз в физиологических процессах высших растений [Текст] / Е.А. Трифонова, А.В. Кочетов, В.К. Шумный // Усп. соврем. биологии. – 2000. - Т. 120, № 4. - С. 395–405.
- 22) **Тырышкин, Л.Г.,** Генетическое взаимодействие взрослых растений пшеницы и возбудителя листовой ржавчины: «ген-на-ген» или «ген-на-гены» [Текст] / Л.Г. Тырышкин, В.Г. Захаров, В.В. Сюков, С.Н. Шевченко // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. – Т.16, № 5(3). – С.1177-1180.
- 23) **Хайруллин, Р.М.** Накопление лектина и абсцизовой кислоты в проростках пшеницы под воздействием препаратов аминного ряда бисола 2 и базурана [Текст] / Р.М. Хайруллин, Ф.М. Шакирова, М.В. Безрукова, А.М. Ямалеев // Новые средства и методы защиты растений. – 1992. – С.112-117.
- 24) **Хайруллин, Р.М.** Изучение содержания лектина, абсцизовой и индолилуксусной кислот в растениях пшеницы, инфицированных *Septoria S. novorum*. Berk [Текст] / Р.М. Хайруллин, Ф.М. Шакирова, И.В. Максимов, А.М. Ямалеев // Физиология и биохимия культ. растений. – 1993. – Т. 25, № 2. – С. 138-144.

- 25) **Хайруллин, Р.М.** Исследование роли лектина пшеницы в защитных реакциях растений при грибном патогенезе [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук. / Р.М. Хайруллин. – Уфа, 1994. – 24 с.
- 26) **Чесноков, Ю.В.** Устойчивость растений к патогенам [Текст] / Ю.В. Чесноков // С.-х. биология. – 2007. – Т.1. – С. 16-35.
- 27) **Шакирова, Ф.М.** Увеличение уровня лектина в проростках пшеницы под влиянием солевого стресса [Текст] / Ф.М. Шакирова, М.В. Безрукова, Р. М. Хайруллин, А.М. Ямалеев, // Изв. РАН. Сер.биол. – 1990- №1. -С. 42-145.
- 28) **Шакирова, Ф.М.** Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция [Текст] / Ф.М. Шакирова. – Уфа: Гилем, 2001. – 159 с.
- 29) **Шакирова, Ф.М.,.** Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений [Текст] / Ф.М. Шакирова, М.В. Безрукова // Журнал общей биологии. – 2007. - Т. 68, № 2. - С. 98-114
- 30) **Шкаликов, В.А.** Защита растений от болезней [Текст] / В.А. Шкаликов, О.О. Белошапкина, Д.Д. Букреев; под ред. В.А. Шкаликова; учебник и учеб. пособие для студентов высш. учеб. завед. – М.: КолосС, 2010. – 404 с. – ISBN 978-5-9532-0767-6.
- 31) **Ямалеев, А.М.** О значении лектинов в защитной реакции растений пшеницы к пыльной головне [Текст] / А.М. Ямалеев, А.И. Мелентьев, А.А. Ямалеева // С.-х. биология. – 1988. - Т.5. – С. 43-44.
- 32) **Кириченко, О. В.** Фунгітоксична активність рослинних лектинів [Текст] / О. В. Кириченко, В. Г. Сергієнко // Физиология и биохимия культ. растений. – 2006. – Т. 38. – С. 526–534.
- 33) **Молодченкова, О.О.** Лектины и защитные реакции растений [Текст]/ О.О. Молодченкова, В.Г.Адамовская // Вісник Харківського національного аграрного університету серія біологія – 2014 – вип. 1(31). – С. 30-46.

- 34) **Bar, M.** EHD2 inhibits ligand- induced endocytosis and signaling of the leucine – rich repeat receptor- like protein LeEix2 [Text] / M. Bar, A. Avni // *The Plant Journ.* – 2009. – V. 59(4). – P. 600–611.
- 35) **Barriocanal, L.** Apparent lack of pharmacological effect of stevio glycosides used as sweeteners in humans, a pilot study of repeated exposures in some normatensive and hypotensive individuals and in type 1 and type 2 diabetics. [Text] / L. Barriocanal, M. Palacios, G. Benitez // *Regulatory Toxicology and Pharmacology.* – 2008. – V. 51. – P. 37–41.
- 36) **Bednarek, P.** Chemical warfare or modulators of defense responses the function of secondary metabolites in plant immunity [Text] / P. Bednarek // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2012. – V. 15. – P. 407–414.
- 37) **Beintema, J.J.** Structural features of plant chitinases and chitin binding proteins [Text] / J.J. Beintema // *FEBS Letters.* – 1994. – V. 350. – P. 159–163.
- 38) **Bertini, L.** Structural basis of the antifungal activity of wheat PR4 proteins [Text] / L. Bertini, C. Caporale, M. Testa // *FEBS Letters.* – 2009. – V. 583. – P. 2865–2871.
- 39) **Bertini, L.** Modular structure of HEL protein from *Arabidopsis* reveals new potential functions for PR-4 proteins [Text] / L. Bertini, S. Proietti, M.P. Aleandri // *Biol. Chem.* – 2012. – V. 393, № 12. – P. 1533–1546.
- 40) **Boonkaewwana, C.** Anti-inflammatory and immunomodulatory activities of stevioside and steviol on colonic epithelial cells [Text] / C. Boonkaewwana, A. J. Burodom // *Sci. Food Agric.* – 2013. V. 42. – P. 234–240.
- 41) **Bowling, S.A.** The cpr5 mutant of *Arabidopsis* expresses both NPR1-dependent and NPR1-independent resistance [Text] / S.A. Bowling, J.D. Clarke, Y.D. Liu // *Plant Cell.* – 1997. – V. 9. – P. 1573-1584.
- 42) **Broekaert W. F.,** Wound-induced accumulation of mRNA containing a hevein sequence in laticifers of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) [Text] /

- W.F. Broekaert, H.H. Lee, A. Kush // Proc. Natl Acad. Sci. - 1990. – V. 87. – P. 7633–7637.
- 43) **Broekaert W.F.** Plant defensins: novel antimicrobial peptides as components of the host defense system [Text] / W.F. Broekaert, F.R.G. Terras, B.P.A. Cammue, R.W. Osborn // Plant Physiol. – 1995. – V. 108. – P. 1353-1358.
- 44) **Burgess, L.W.** General ecology of the fusaria [Text] / L.W. Burgess, P.E. Nelson, T.A. Toussoun, R.J. Cook // Fusarium: diseases, biology and taxonomy. – 1981. - V. 1. – P. 225-235.
- 45) **Caporale, C.** Wheat pathogenesis-related proteins of class 4 have ribonuclease activity [Text] / C. Caporale, I. Di Bernardino, L. Leonardi // FEBS Letters. – 2004. – V. 575. – P. 71–76.
- 46) **Carvalho, A.O.** Plant defensins—prospects for the biological functions and biotechnological properties [Text] / A.O. Carvalho, V.M. Gomes // Peptides. – 2009. – V. 30. – P. 1007-1020.
- 47) **Chadha, P.** A pathogenesis related protein, AhPR10, from peanut: an insight of its mode of antifungal activity [Text] / P. Chadha, R.H. Das // Planta. – 2006. – V. 225. – P. 213–222.
- 48) **Chen, Z.Y.** Cleveland T.E. PR10 expression in maize and its effect on host resistance against *Aspergillus flavus* infection and aflatoxin production [Text] / Z.Y. Chen, R.L. Brown, K.E. Damann // Mol. Plant Pathol. – 2010. V. 11, № 1. – P. 69–81.
- 49) **Choi, D.S.** Requirement of the cytosolic interaction between PATHOGENESIS-RELATED PROTEIN10 and LEUCINE-RICH REPEAT PROTEIN1 for cell death and defense signaling in pepper [Text] / D.S. Choi, I.S. Hwang, B.K. Hwang // Plant Cell. – 2012. – V. 24, № 4. – P. 1675–1690.
- 50) **Durrant, W.E.** Systemic acquired resistance [Text] / W.E. Durrant, X. Dong // Annu. Rev. Phytopathol. – 2004. – V. 42. – P. 185–209.

- 51) **Flor, H.H.** Inheritance of reaction to rust in flax [Text] / H.H. Flor // J. Agric. Res. – 1947. – V. 74. – P. 241–262.
- 52) **Fravel, D.R.** Production and commercialization of biocontrol products [Text] / D.R. Fravel, D.J. Rhodes, R.P. Larkin, R. Albajes, L.M. Gullino, J.C. van Lenteren, Y. Elad // Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops Kluwer Academic Publishers. – 1999. – V. 2. – P. 132-156.
- 53) **Gomez-Gomez, L.** FLS2: an LRR receptor-like kinase involved in the perception of the bacterial elicitor fl agellin in Arabidopsis [Text] / L. Gomez-Gomez, T. Boller // Mol. Cell. – 2000. – V. 5(6). – P. 1003–1011.
- 54) **Gonzalez-Teuber, M.** Pathogenesis-related proteins protect extrafloral nectar from microbial infestation [Text] / M. Gonzalez-Teuber, S. Eilmus, A. Muck // Plant J. – 2009. – V. 58. – P. 464–473.
- 55) **He, M.,** Subcellular localization and functional analyses of a PR10 protein gene from *Vitis pseudoreticulata* in response to *Plasmopara viticola* infection [Text] / M. He, Y. Xu, J. Cao // Protoplasma. – 2013. – V. 250, № 1. – P. 129–1240.
- 56) **Hillwig, M.S.** et al. *Petunia* nectar proteins have ribonuclease activity [Text] / M.S. Hillwig, X. Liu, G. Liu // J. Exp. Bot. – 2010. – V. 61, № 11. – P. 2951–2965.
- 57) **Hugot, K.** A tobacco S-like RNase inhibits hyphal elongation of plant pathogens [Text] / K. Hugot, M. Ponchet, A. Marais // Mol. Plant Microbe Interact. – 2002. – V. 15, № 3. – P. 243–250.
- 58) **Jones, J.D.** The plant immune system [Text] / J.D. Jones, J.L. Dangl // Nature. - 2006. – V. 444. – P. 323–329.
- 59) **Kim, S.G.** The RNase activity of rice probenazole-induced protein1 (PBZ1) plays a key role in cell death in plants [Text] / S.G. Kim, S.T. Kim, Y. Wang // Mol. Cells. – 2011. – V. 31, № 1. – P. 25–31.
- 60) **Koo, J.C.** Pn-AMP1, a plant defense protein, induces actin depolarization in yeasts [Text] / J.C.Koo, B. Lee, M.E. Young, S.C. Koo,

- J.A. Cooper, D. Baek, C.O. Lim, S.Y. Lee, D.J. Yun, M.J. Cho // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – V. 45. – P. 1669-1680.
- 61) Labuda, R.** Mycological survey of ripped service tree fruits (*Sorbus domestica* L.) with an emphasis on toxinogenic fungi [Text] / R. Labuda, L.L. Krivanek, D. Tancinova, S. Mateova, S. Hrubcova // *J Food Microbiol.* – 2005. – V. 99. – P. 215-223.
- 62) Lay, F.T.** Defensins--components of the innate immune system in plants [Text] / F.T. Lay, M.A. Anderson // *Curr Protein Pept Sci.* – 2005. – V.6. – P. 85-101.
- 63) LeBrasseur, N.D.** Local and systemic wound-induction of RNase and nuclease activities in *Arabidopsis*: RNS1 as a marker for a JA-independent systemic signaling pathway [Text] / N.D. LeBrasseur, G.C. MacIntosh, M.A. Perez-Amador // *Plant J.* – 2002. – V. 29, № 4. – P. 393–403.
- 64) Levine, D.** The purification and characterization of wheat-germ agglutinin [Text] / D. Levine // *Biochemistry J.* – 1972. – V. 129. – P. 847-856.
- 65) Lievens B.** Design and development of a DNA array for rapid detection and identification of multiple tomato vascular wilt pathogens [Text] / B. Lievens, M. Brouwer, A.C. Vanachter, C.A. Levesque, B.P. Cammue, B.P. Thomma // *FEMS Microbiol. Lett.* – 2003. – V. 223. – P. 113-122.
- 66) Lotze, M.T.** The grateful dead: damage-associated molecular pattern molecules and reduction/oxidation regulate immunity [Text] / M. T. Lotze, H. J. Zeh, A. Rubartelli, L. J. Sparvero, A. A. Amoscato, N. R. Washburn, M. E. Devera, X. Liang, M. Tör, T. Billiar // *Immunol. Rev.* – 2007. – V. 220. – P. 60–81.
- 67) Lowry, O. H.** Protein measurement with the Folin Phenol Reagent [Text] / O. H. Lowry, N. J. Rosebrough, A. L. Farr, R. J. Randall // *J. Biot. Chem.* – 1951. – V.193. – P. 265–275.

- 68) **Lu, H.C.** Cloning and expression of pathogenesis-related protein 4 from jelly fig (*Ficus awkeotsang* Makino) achenes associated with ribonuclease, chitinase and anti-fungal activities [Text] / H.C. Lu, J.H. Lin, A.C. Chua // Plant Physiol. Biochem. – 2012. – V. 56. – P. 1–13.
- 69) **Ludvigsen, S.** Three-dimensional structure in solution of Barwin, a protein from barley seed [Text] / S. Ludvigsen, F.M. Poulsen // Biochemistry. – 1992. – V. 31. – P. 8783–8789.
- 70) **MacIntosh, G.C.** RNase T2 genes from rice and the evolution of secretory ribonucleases in plants [Text] / G.C. MacIntosh, M.S. Hillwig, A. Meyer, L. Fligel // Mol. Genet. Genomics. – 2010. – V. 283, № 4. – P. 381–396.
- 71) **Melo F.R.** Inhibition of trypsin by cowpea thionin: characterization, molecular modeling and docking [Text] / F.R. Melo, D.J. Rigden, O.L. Franco, L.V. Mello, M.B. Ary, M.F.Grossi-de-Sa, C. Bloch // Proteins. – 2002. – V. 48. – P. 311-319.
- 72) **Mendez, E.** Primary structure of omega-hordothionin, a member of a novel family of thionins from barley endosperm, and its inhibition of protein synthesis in eukaryotic and prokaryotic cell-free systems [Text] / E. Mendez, A. Rocher, M. Calero, T. Girbes, L.Citores, F.Soriano // Eur J Biochem. – 1996. – V. 239. – P. 67-73.
- 73) **Mur, L.A.** The hypersensitive response: the centenary is upon us but how much do we know? [Text] / L.A. Mur, P. Kenton, A.J. Lloyd, H. Ougham, E. Prats // J. Exp. Bot. – 2008. – V. 59. – P. 501–520.
- 74) **Neudecker, P.** Allergic Crossreactivity made visible solution structure of the major cherry allergen Pru av 1 [Text] / P. Neudecker, K. Schweimer, J. Nerkamp // J. Biol. Chem. – 2001. – V. 276. – P. 22756–22763.
- 75) **Odintsova, T.I.** Seed defensins from *T. kiharae* and related species: genome localization of defensin-encoding genes [Text] / T.I. Odintsova,

- Ts.A. Egorov, A.Kh. Musolyamov, M.S. Odintsova, V.A. Pukhalsky, E.V. Grishin // *Biochimie*. – 2007. – V. 89. – P. 605-612.
- 76) **Park, C.-J.** Pathogenesis-related protein 10 isolated from hot pepper functions as a ribonuclease in an antiviral pathway [Text] / C.-J. Park, K.-J. Kim, R. Shin // *Plant J*. – 2004. – V. 37. – P. 186–198.
- 77) **Pasternak, O.** Structure of a yellow lupin pathogenesis-related PR-10 protein belonging to novel subclass [Text] / O. Pasternak, J. Biesiadka, R. Dolot // *Acta Crystallogr. Sect. D Biol. Crystallogr.* – 2005. – V. 61. – P. 99–107.
- 78) **Pieterse, C.M.J.** Systemic resistance in Arabidopsis induced by biocontrol bacteria is independent of salicylic acid accumulation and pathogenesis-related gene expression [Text] / C.V.J. Pieterse, S.C.M. Van Wees, E. Hoffland // *Plant Cell*. – 1996. – V. 8. – P. 1225-1237.
- 79) **Pieterse, C.M.J.** A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in Arabidopsis [Text] / C.M.J. Pieterse, S.C.M. Van Wees, J.A. Van Pelt // *Plant Cell*. – 1998. – V.10. – P. 1571-1580.
- 80) **Pieterse, C.M.J.** Salicylic acid-independent plant defence pathways [Text] / C.M.J. Pieterse, L.C. Van Loon // *Trends Plant Sci.* – 1999. – V. 4. – P. 52-58.
- 81) **Puehringer, H.** MdAP, a novel protein in apple, is associated with the major allergen Mal d 1 [Text] / H. Puehringer, I. Zinoecker, G. Mazban // *Gene*. – 2003. – V. 321. – P. 173–183.
- 82) **Staal, J.** Tracing the ancient origins of plant innate immunity [Text] / J. Staal, C. Dixelius // *Trends Plant Sci.* – 2007. – V. 12, №8. – P. 334–342.
- 83) **Terras F.R.G.** Small cysteine-rich antifungal proteins from radish: their role in host defense [Text] / F.R.G. Terras, K. Eggermont, V. Kovaleva, N.V. Raikhel, R.W. Osborn, A. Kester, S.B. Rees, S. Torrekens, F. VanLeuven, J. Vanderleyden, B.P.A. Cammue, W.F. Broekaert // *Plant Cell*. – 1995. – V. 7. – P. 573-588.

- 84) **Thomma, B.P.** Plant defensins [Text] / B.P. Thomma, B.P. Cammue, K. Thevissen // *Planta*. – 2002. – V. 216. – P. 193-202.
- 85) **Vallad, G.E.** Systemic acquired resistance and induced systemic resistance in conventional agriculture [Text] / G. E. Vallad, R. M. Goodman // *Crop Sci*. – 2004. – V. 44, №6. – P. 1920.
- 86) **Van Dame, J. M.** Handbook of plant lectins: properties and biomedical applications [Text] / J. M. Van Dame, W. J. Peumans, A. Pustai, S. Bardocz – Chichester etc.: John Willey and Sons, 1998. – P. 451. – ISBN 978-0-471-96445-2.
- 87) **Van der Weerden, N.L.** Permeabilization of fungal hyphae by the plant defensin NaD1 occurs through a cell wall dependent process [Text] / N.L. Van der Weerden, R.E.W. Hancock, M.A. Anderson // *J Biol Chem*. – 2010. – V. 285. – P. 37513-37520.
- 88) **Van den Burg, H.A.** *Cladosporium fulvum* Avr4 protects fungal cell walls against hydrolysis by plant chitinases accumulating during infection [Text] / H.A. Van den Burg, S.J. Harrison, M.H. Joosten, J. Vervoort, P.J. de Wit // *Mol. Plant Microbe Interact*. – 2006. – V. 19. – P. 1420–1430.
- 89) **van Loon, L.C.** Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria [Text] / L.C. van Loon, P.A. Bakker, C.M.J. Pieterse // *Ann. Rev. Phytopathol*. – 1998. – V. 36. – P. 453-483.
- 90) **van Loon, L.C.** Significance of inducible defense-related proteins in infected plants [Text] / L.C. van Loon, M. Rep, C.M.J. Pietersen // *Annu. Rev. Phytopathol*. – 2006. – V. 44. – P. 135–162.
- 91) **Van Parijs, J.** Hevein: an antifungal protein from rubber-tree (*Hevea brasiliensis*) latex [Text] / J. Van Parijs, W.F. Broekaert, I.J. Goldstein, W.J. Peumans // *Planta*. – 1991. – V. 183. – P. 258-264.
- 92) **Vance, R.E.** Patterns of pathogenesis: discrimination of pathogenic and nonpathogenic microbes by the innate immune system [Text] / R. E. Vance, R. R. Isberg, D. A. Portnoy // *Cell Host Microbe*. – 2009. – V. 6, №1. – P. 10–21.

- 93) **Wang, N.** Identification of a cluster of PR4-like genes involved in stress responses in rice [Text] / N. Wang, B. Xiao, L. Xiong // J. Plant Physiol. – 2011. – V. 168. – P. 2212–2224.
- 94) **Wang, T.** Stevioside inhibits inflammation and apoptosis by regulating TLR2 and TLR2-related proteins in *S. aureus* – infected mouse mammary epithelial cells [Text] / T. Wang, M. Guo, X. Song, Z. Zhang, H. Jiang, W. Wang, Y. Cao, L. Zhu, N. Zhang // Int. Immunopharmacol. – 2014. – V. 5. – P. 78 – 86.
- 95) **Wijaya, R.** Defense proteins from seed of *Cassia fistula* include a lipid transfer protein homologue and a protease inhibitory plant defensin [Text] / R. Wijaya, G.M. Neumann, R. Condon, A.B. Hughes, G.M. Polya // Plant Sci. – 2000. – V.159. – P. 243-255.
- 96) **Xie, Y.R.,** Expression and functional characterization of two pathogenesis-related protein 10 genes from *Zea mays* [Text] / Y.R. Xie, Z.Y. Chen, R.L. Brown, D. Bhatnagar // J. Plant Physiol. – 2010. – V. 167. – P. 121–130.
- 97) **Yount, N.Y.** Multidimensional signatures in antimicrobial peptides [Text] / N.Y. Yount, M.R. Yeaman // Proc Natl Acad Sci. – 2004. - V. 101. – P. 7363-7368.