

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.2+577.21
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-3-286-291>

Поступила в редакцию 17.04.2019
Received 17.04.2019

Е. В. Вязов, М. С. Радюк, Е. А. Филипчик, Н. В. Шалыго

Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

PR-БЕЛКИ КАК МАРКЕРЫ УСТОЙЧИВОСТИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) К ЛИСТОВЫМ ПАТОГЕНАМ

Аннотация. С использованием ПЦР-анализа в режиме реального времени изучена конститутивная экспрессия генов PR-белков, кодирующих тауматин-подобный белок (*TLP*), пероксидазу класса III (*TaPero*), хитиназу (*Chitin*), глюканазу (*Glucan*), ингибитор протеаз (*PrInh*), оксалатоксидазу (*OxOxid*) и липид-переносящий белок (*Ltp*) в коллекционных сортах озимой пшеницы. Показано, что растения сортов с повышенной комплексной устойчивостью к листовым патогенам имеют более высокий конститутивный уровень экспрессии генов *Chitin* и *PrInh* (в особенности генов *TLP*, *TaPero* и *Glucan*) по сравнению с неустойчивыми сортами. Предлагается использовать конститутивные уровни экспрессии генов *TLP*, *TaPero* и *Glucan* для отбора сортообразцов озимой пшеницы с повышенной устойчивостью к комплексу листовых болезней.

Ключевые слова: озимая пшеница, PR-белки, конститутивный уровень экспрессии, листовые патогены, комплексная устойчивость

Для цитирования: PR-белки как маркеры устойчивости озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к листовым патогенам / Е. В. Вязов [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2019. – Т. 64, № 3. – С. 286–291. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-3-286-291>

Y. V. Viazau, M. S. Radyuk, E. A. Filipchik, N. V. Shalygo

Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

PR-PROTEINS AS MARKERS OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) RESISTANCE TO LEAF PATHOGENS

Abstract. Using real-time PCR analysis, the constitutive expression of PR-protein genes encoding thaumatin-like protein (*TLP*), peroxidase III (*TaPero*), chitinase (*Chitin*), glucanase (*Glucan*), protease inhibitor (*PrInh*), oxalate oxidase (*OxOxid*) and lipid transfer protein (*Ltp*) was studied in collection varieties of winter wheat. It has been shown that plants of varieties with increased resistance to a complex of leaf pathogens have higher constitutive expression levels of *Chitin* and *PrInh* genes, and, to a greater extent, of *TLP*, *TaPero* and *Glucan* genes, compared with non-resistant varieties. It is proposed to use constitutive levels of expression of *TLP*, *TaPero* and *Glucan* genes for the selection of winter wheat varietal samples with increased resistance to the complex of leaf diseases.

Keywords: winter wheat, PR-proteins, expression level, leaf pathogens, complex resistance

For citation: Viazau Y. V., Radyuk M. S., Filipchik E. A., Shalygo N. V. PR-proteins as markers of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) resistance to leaf pathogens. *Vesti Natsyynal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2019, vol. 64, no. 3, pp. 286–291 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-3-286-291>

Введение. В климатических условиях Беларуси наиболее актуальными листовыми болезнями озимой пшеницы являются мучнистая роса, септориоз листьев и снежная плесень. Известно, что в ответ на грибковую инфекцию в растениях увеличивается экспрессия генов, кодирующих связанные с патогенезом белки – pathogenesis-related proteins (PR-белки) [1]. К настоящему времени насчитывают 18 семейств PR-белков, различающихся по структуре и функциям [1]. Многие из них обнаружены в листьях озимой пшеницы и формируют ее устойчивость к патогенам. В частности, это тауматин-подобные белки [2, 3], пероксидаза класса III [4], хитиназы [5, 6], β -1,3 глюканаза [5, 7], ингибиторы протеиназ [8], оксалатоксидаза или гермин [9], а также липид-переносящий белок [10].

Показано, что устойчивость озимой пшеницы к мучнистой росе в значительной степени определяется экспрессией генов – тауматин-подобного белка [3], оксалатоксидазы [11] и пероксидазы класса III [12]. В пользу этого свидетельствуют также полученные нами данные, представленные

в работах [13, 14]. Устойчивость озимой пшеницы к септориозу, согласно литературным сведениям, формируется PR-белками – хитиназой, глюканазой [6, 7] и ингибиторами протеиназ [15], что также согласуется с полученными нами результатами [14]. Установлено, что развитие снежной плесени в растениях озимой пшеницы подавляется с участием тауматин-подобного белка [2], хитиназы и β -1,3-глюканазы [2, 16].

Цель настоящей работы – сопоставительный анализ конститутивных уровней экспрессии генов PR-белков (*TLP*, *TaPero*, *Chitin*, *Glucan*, *PrInh*, *OxOxid* и *Ltp*) для выявления генотипов озимой пшеницы с повышенной устойчивостью к комплексу листовых болезней.

Объекты и методы исследования. Объектом исследования были листья зеленых проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) коллекционных сортов (Элегия, Августина, Легенда, Короганка, Acratos, Cubus, Skagen, Мера, Лютесценс 1062), предоставленные РУП «НПЦ НАН Беларуси по земледелию». Проростки выращивали при температуре 22 °С в режиме 10 ч темноты и 14 ч света, используя люминесцентные лампы Philips TL-D 36W/765, 130 мкМ·м⁻²·с⁻¹. Для определения уровня экспрессии генов, кодирующих PR-белки, из листьев проростков озимой пшеницы выделяли общую РНК с помощью реагента TRIzol GTM (AppliChem, Германия) по протоколу фирмы. Для получения кДНК на матрице РНК использовали реакцию обратной транскрипции. Реакцию проводили по стандартному протоколу фирмы с помощью набора реагентов RevertAidTM H Minus First Strand cDNA Synthesis Kit (Thermo scientific, Литва). Расчет и дизайн праймеров для PR-белков проводили самостоятельно в программе Vector NTI, используя базу данных Nucleotide (NCBI). Праймеры для гена-нормализатора *18SrRNA* (18S субъединицы рибосомальной РНК) взяты из литературного источника [17]. Олигонуклеотидные праймеры (табл. 1) синтезировали в Институте биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси. Условия амплификации для праймеров подбирали экспериментально (табл. 2).

Т а б л и ц а 1. Нуклеотидная последовательность прямых (F) и обратных (R) праймеров и размер специфичных им продуктов амплификации

Table 1. The nucleotide sequence of forward (F) and reverse (R) primers and the size of their specific amplification products

PR-белок	Ген	Последовательность 5'-3'	Размер продукта, п. н.
Хитиназа	<i>Chitin</i>	F-TAAGACGGCGTTGTGGTTCT R-GCCACCGTTGATGATGTTG	152
β -1-3 глюканаза	<i>Glucan</i>	F-TGCTTCCATGTTTGCCGTTG R-GTTGATGCCCTTGACCTGT	151
Тауматин-подобный белок	<i>TLP</i>	F-GCACCCAGGACTTCTACGAC R-GGGCAGAAGGTGATCTGGTA	190
Пероксидаза III	<i>TaPero</i>	F-CGTCTGTTTTGCTGTCTGGC R-GAGGGCTACAACGGAGTCAC	170
Ингибитор протеаз	<i>PrInh</i>	F-GCTGAACCTGGTCAAGGCG R-TGAGGATGACGCTGAGGTTG	170
Оксалаток-сидаза	<i>OxOxid</i>	F-CAGCGTCATCCTCAACCACT R-CCCCTCTCGACCACTAATC	156
Липид-переносящий белок	<i>Ltp</i>	F-AGATGGCTCGCACTGCAGC R-CGATCAGTGGATCTTAGAGC	343
18S рибосом. РНК	<i>18SrRNA</i>	F-ATGATAACTCGACGGATCGC R-CTTGGATGTGGTAGCCGTTT	149

ПЦР проводили в режиме реального времени с использованием термоциклера C1000 Touch Thermal Cycler с оптическим реакционным модулем CFX96 (Bio-Rad, США). Реакционная смесь ПЦР содержала 5,0 мкл SsoAdvancedTM Universal SYBR Green Supermix (Bio-Rad, США), 10 пмоль праймеров, 0,7 мкл кДНК и воду, свободную от нуклеаз. Суммарный объем – 10 мкл. Реакцию проводили согласно протоколу: предварительная денатурация – при 98 °С 30 с; плавление – при 98 °С 15 с; отжиг – при 55–65 °С (30–45 циклов).

Т а б л и ц а 2. Условия ПЦР с праймерами для генов PR-белков и гена-нормализатора *18SrRNA*T a b l e 2. Conditions for PCR with primers for PR proteins genes and the *18SrRNA* normalizer gene

Ген	Температура отжига праймеров, °С	К-во циклов ПЦР	Концентрация праймеров, пмоль
<i>TLP</i>	62,0	40	10
<i>TaPero</i>	56,0	40	10
<i>Chitin</i>	56,5	40	10
<i>Glucan</i>	59,7	40	10
<i>PrInh</i>	56,0	45	10
<i>OxOxid</i>	57,0	45	10
<i>Ltp</i>	61,0	40	20
<i>18SrRNA</i>	55,0	30	5

Уровни экспрессии генов PR-белков нормализовали по экспрессии гена-нормализатора *18SrRNA*. В качестве стандарта (1,0) брали экспрессию генов PR-белков в проростках сорта Элегия.

В работе представлены данные не менее трех независимых опытов со статистической обработкой результатов, заключающейся в расчете среднего арифметического и стандартной ошибки среднего.

Результаты и их обсуждение. В проростках коллекционных сортов озимой пшеницы с различной комплексной устойчивостью к патогенам и различной устойчивостью к отдельным листовым болезням проведен анализ конститутивных уровней экспрессии генов *TLP*, *TaPero*, *Ltp*, *PrInh*, *OxOxid*, *Chitin* и *Glucan* PR-белков. Проведенный анализ показал, что изученные сорта (табл. 3, 4) существенно различаются по конститутивным уровням экспрессии указанных выше генов. Так, у сортов Августина и Легенда, устойчивых к комплексу листовых болезней, наблюдался повышенный конститутивный уровень экспрессии одного из двух генов – либо гена *PrInh*, либо гена *TLP* (в 4 и 6 раз соответственно по сравнению со стандартом).

Т а б л и ц а 3. Устойчивость растений коллекционных сортов озимой пшеницы к патогенам

T a b l e 3. Resistance of plants of collection varieties of winter wheat to pathogens

Сорт	Происхождение	Устойчивость к патогенам
Элегия	Беларусь	Устойчива к комплексу листовых болезней
Августина	Беларусь	Устойчива к комплексу листовых болезней
Легенда	Беларусь	Устойчива к комплексу листовых болезней
Acratos	Германия	Необычно высокая устойчивость к комплексу листовых и колосовых болезней
Cubus	Германия	Необычно высокая устойчивость к комплексу листовых и колосовых болезней
Короганка	Россия, Белгородская обл.	Устойчива к бурой ржавчине и мучнистой росе
Skagen	Германия	Высокая устойчивость к мучнистой росе и желтой ржавчине
Мера	Россия, г. Владимир	По данным оригинатора, устойчива к листовой и стеблевой ржавчине (в условиях г. Владимира). В наших условиях выше среднего поражается мучнистой росой и септориозом листьев
Лютесценс 1062	Россия, г. Владимир	По данным оригинатора, устойчива к листовой и стеблевой ржавчине (в условиях г. Владимира). В наших условиях выше среднего поражается мучнистой росой и септориозом листьев

У проростков с необычно высокой устойчивостью к листовым и колосовым болезням, зарегистрирован повышенный конститутивный уровень экспрессии 4 генов – *TLP*, *TaPero*, *Chitin* и *Glucan* (сорт Acratos; в 176, 48, 6 и 41 раз соответственно), либо 3 генов – *TLP*, *PrInh* и *Glucan* (сорт Cubus; в 5, 4 и 18 раз соответственно) по сравнению со стандартом. Проростки сорта Короганка, устойчивого к мучнистой росе и бурой ржавчине, характеризовались высоким конститутивным уровнем экспрессии двух генов – *TLP* и *TaPero* (превышение над стандартом составило 39 и 10 раз соответственно). У сорта Skagen с высокой устойчивостью к мучнистой росе и желтой ржавчине выявлен также высокий конститутивный уровень экспрессии генов *TLP* и *TaPero*, превышающий стандарт в 31 и 16 раз соответственно.

Т а б л и ц а 4. Конститутивные уровни экспрессии генов *TLP*, *TaPero*, *Chitin*, *Glucan*, *PrInh*, *OxOxid* и *Ltp* в 7-дневных проростках устойчивых (2–7) и неустойчивых (8, 9) к комплексу листовых болезней коллекционных сортов озимой пшеницы

Table 4. Constitutive expression levels of *TLP*, *TaPero*, *Chitin*, *Glucan*, *PrInh*, *OxOxid* and *Ltp* genes in 7-day-old seedlings of collection varieties of winter wheat resistant (2–7) and not resistant (8, 9) to a complex of leaf diseases

№ п/п	Сорт	Уровень экспрессии генов, отн. ед.						
		<i>TLP</i>	<i>TaPero</i>	<i>Chitin</i>	<i>Glucan</i>	<i>PrInh</i>	<i>OxOxid</i>	<i>Ltp</i>
1	Элегия	1,00 ± 0,24	1,00 ± 1,66	1,00 ± 0,14	1,00 ± 0,48	1,00 ± 0,46	1,00 ± 0,50	1,00 ± 0,04
2	Августина	1,66 ± 0,48	2,14 ± 2,08	1,77 ± 1,12	0,36 ± 0,00	3,64 ± 1,60	0,72 ± 0,25	1,72 ± 0,22
3	Легенда	6,16 ± 0,45	2,12 ± 0,31	1,23 ± 0,05	0,81 ± 0,33	2,23 ± 0,61	0,66 ± 0,27	2,63 ± 0,40
4	Короганка	38,88 ± 3,72	10,25 ± 1,06	3,39 ± 0,60	12,92 ± 1,54	3,41 ± 0,07	1,82 ± 0,14	2,04 ± 0,05
5	Acratos	176,3 ± 52,4	48,09 ± 1,76	5,57 ± 0,01	41,34 ± 1,73	1,43 ± 0,49	0,94 ± 0,56	0,61 ± 0,03
6	Cubus	4,98 ± 2,60	2,09 ± 0,00	2,41 ± 0,06	17,46 ± 2,48	4,33 ± 1,48	0,80 ± 0,04	0,29 ± 0,09
7	Skagen	30,58 ± 9,92	15,73 ± 0,23	4,59 ± 0,62	31,87 ± 1,40	3,37 ± 0,60	0,98 ± 0,00	0,27 ± 0,08
8	Мера	1,69 ± 0,35	1,36 ± 0,29	1,41 ± 0,47	0,35 ± 0,00	1,67 ± 0,46	0,25 ± 0,21	0,73 ± 0,18
9	Лютесценс 1062	2,32 ± 0,55	5,78 ± 1,80	2,54 ± 0,00	2,21 ± 0,93	2,30 ± 1,41	0,78 ± 0,37	0,67 ± 0,06

Примечание. За 1,00 принят уровень экспрессии генов в проростках сорта Элегия.

Иная картина экспрессии генов PR-белков наблюдалась в проростках сортов Мера и Лютесценс 1062, которые в наших условиях выше среднего поражаются мучнистой росой и септориозом листьев, т. е. эти сорта можно рассматривать как неустойчивые/менее устойчивые к комплексу листовых болезней. Анализ показал, что конститутивные уровни экспрессии генов *OxOxid*, *Ltp* и *Glucan* в проростках сорта Мера оказались ниже стандарта, а конститутивные уровни других генов (*TLP*, *TaPero*, *PrInh* и *Chitin*) превышали стандарт не более чем в 1,7 раза. У сорта Лютесценс 1062 конститутивные уровни экспрессии генов *TLP*, *PrInh*, *Chitin* и *Glucan* были выше стандарта в 2,2–2,5 раза, гена *TaPero* – в 6 раз, а генов *OxOxid*, *Ltp* – ниже стандарта (в 1,3 и 1,5 раза соответственно).

Вывод. Полученные результаты указывают на то, что из 7 изученных генов важную роль в формировании комплексной устойчивости растений озимой пшеницы к листовым патогенам играют гены *TLP*, *TaPero*, *PrInh*, *Chitin* и *Glucan*. Существенно повышенный конститутивный уровень экспрессии хотя бы одного из этих генов может придавать растениям устойчивость к комплексу листовых патогенов (по крайней мере, к мучнистой росе, бурой и желтой ржавчине – данные по сортам Короганка, Skagen). Растения с очень высокими (в 17–176 раз выше контроля) конститутивными уровнями экспрессии хотя бы одного из генов (*TLP*, *TaPero* или *Glucan*) чрезвычайно устойчивы к листовым болезням. Предлагается использовать конститутивные уровни экспрессии генов *TLP*, *TaPero* и *Glucan* в селекционном процессе для отбора сортообразцов озимой пшеницы с повышенной устойчивостью к комплексу листовых болезней.

Благодарности. Работа финансирована в рамках Государственной программы Республики Беларусь «Научно-емкие технологии и техника» (мероприятие 26, 2016–2020 гг.).

Acknowledgements. This work was supported by the State Program of the Republic of Belarus “Science-intensive technologies and equipment”, grant 26 (2016–2020).

Список использованных источников

1. Van Loon, L. C. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants / L. C. van Loon, M. Rep, C. M. Pieterse // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 2006. – Vol. 44, N 1. – P. 135–162. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425>
2. Abscisic acid- and cold-induced thaumatin-like protein in winter wheat has an antifungal activity against snow mould, *Microdochium nivale* / C. Kuwabara [et al.] // *Physiologia Plantarum.* – 2002. – Vol. 115, N 1. – P. 101–110. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150112.x>
3. Transformation of wheat thaumatin-like protein gene and analysis of reactions to powdery mildew and fusarium head blight in transgenic plants / L.-P. Xing [et al.] // *Acta Agronomica Sinica.* – 2008. – Vol. 34, N 3. – P. 349–354. [https://doi.org/10.1016/s1875-2780\(08\)60014-0](https://doi.org/10.1016/s1875-2780(08)60014-0)

4. Simonetti, E. Chromosomal location of four genes encoding Class III peroxidases in wheat / E. Simonetti, E. Alba, A. Delibes // *FYTON. Int. J. Exp. Bot.* – 2012. – Vol. 81. – P. 139–142.
5. Disease development and PR-protein activity in wheat (*Triticum aestivum*) seedlings treated with plant extracts prior to leaf rust (*Puccinia triticina*) infection. / M. E. Cawood [et al.] // *Crop Protection.* – 2010. – Vol. 29, N 11. – P. 1311–1319. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.06.017>
6. Structural and functional analysis of chitinase gene family in wheat (*Triticum aestivum*) / A. K. Mishra [et al.] // *Indian J. Biochem. Biophys.* – 2015. – Vol. 52, N 2. – P. 169–178.
7. Effects of β -1,3-glucan from *Septoria tritici* on structural defence responses in wheat / N. P. Shetty [et al.] // *J. Experim. Bot.* – 2009. – Vol. 60, N 15. – P. 4287–4300. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp269>
8. Валуева, Т. А. Роль ингибиторов протеаз в защите растений / Т. А. Валуева, В. В. Мосолов // *Успехи биол. химии.* – 2002. – Т. 42. – С. 193–216.
9. Schweizer, P. Transient expression of members of the germin-like gene family in epidermal cells of wheat confers disease resistance / P. Schweizer, A. Christoffel, R. Dudler // *Plant J.* – 1999. – Vol. 20, N 5. – P. 541–552. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00624.x>
10. Assessment of lipid transfer protein (LTP1) gene in wheat *Powdery mildew* resistance / A.-L. Li [et al.] // *Agricult. Sci. China.* – 2006. – Vol. 5, N 4. – P. 241–249. [https://doi.org/10.1016/s1671-2927\(06\)60045-x](https://doi.org/10.1016/s1671-2927(06)60045-x)
11. Hurkman, W. J. Germin gene expression is induced in wheat leaves by powdery mildew infection / W. J. Hurkman, Ch. K. Tanaka // *Plant Physiol.* – 1996. – Vol. 111, N 3. – P. 735–739. <https://doi.org/10.1104/pp.111.3.735>
12. Profiling of wheat class III peroxidase genes derived from powdery mildew-attacked epidermis reveals distinct sequence-associated expression patterns / G. Liu [et al.] // *Mol. Plant-Microbe Interactions.* – 2005. – Vol. 18, N 7. – P. 730–741. <https://doi.org/10.1094/mpmi-18-0730>
13. Тауматин-подобный белок и оксалаксидаза как маркеры устойчивости озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к мучнистой росе (*Erysiphe graminis*) / М. С. Радюк [и др.] // *Докл. НАН Беларуси.* – 2017. – Т. 61, № 6. – С. 73–79.
14. Особенности экспрессии генов PR-белков в проростках озимой пшеницы с различной устойчивостью к патогенам / М. С. Радюк [и др.] // Молекулярные, мембранные и клеточные основы функционирования биосистем : междунар. науч. конф. ; 13й съезд Белорус. обществ. об-ния фотобиологов и биофизиков : тез. докл., Минск, 27–29 июня 2018 г. / редкол. : И. Д. Вологовский (отв. ред.) [и др.]. – Минск, 2018. – С. 36.
15. Search for molecular markers of wheat resistance to fungal pathogens / L. G. Yarullina [et al.] // *Agricult. Sci.* – 2014. – Vol. 5, N 8. – P. 722–729. <https://doi.org/10.4236/as.2014.58076>
16. Ergon, A. I. Interactions between cold hardening and *Microdochium nivale* infection on expression of pathogenesis-related genes in winter wheat / Å. I. Ergon, S. S. Klemsdal, A. M. Tronsmo // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* – 1998. – Vol. 53, N 5–6. – P. 301–310. <https://doi.org/10.1006/pmpp.1998.0182>
17. Expression analysis of barley (*Hordeum vulgare* L.) during salinity stress / H. Walia [et al.] // *Functional Integrative Genomics.* – 2006. – Vol. 6, N 2. – P. 143–156. <https://doi.org/10.1007/s10142-005-0013-0>

References

1. Van Loon L. C., Rep M., Pieterse C. M. J. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. *Annual Review of Phytopathology*, 2006, vol. 44, no. 1, pp. 135–162. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425>
2. Kuwabara C., Takezawa D., Shimada T., Hamada T., Fujikawa S., Arakawa K. Abscisic acid- and cold-induced thaumatin-like protein in winter wheat has an antifungal activity against snow mould, *Microdochium nivale*. *Physiologia Plantarum*, 2002, vol. 115, no. 1, pp. 101–110. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150112.x>
3. Xing L.-P., Wang H.-Z., Jiang Z.-N., Ni J.-L., Cao A.-Z., Yu L., Chen P.-D. Transformation of wheat thaumatin-like protein gene and analysis of reactions to powdery mildew and fusarium head blight in transgenic plants. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, vol. 34, no. 3, pp. 349–354. [https://doi.org/10.1016/s1875-2780\(08\)60014-0](https://doi.org/10.1016/s1875-2780(08)60014-0)
4. Simonetti E., Alba E., Delibes A. Chromosomal location of four genes encoding Class III peroxidases in wheat. *FYTON. International Journal of Experimental Botany*, 2012, vol. 81, pp. 139–142.
5. Cawood M. E., Pretorius J. C., van der Westhuizen A. J., Pretorius Z. A. Disease development and PR-protein activity in wheat (*Triticum aestivum*) seedlings treated with plant extracts prior to leaf rust (*Puccinia triticina*) infection. *Crop Protection*, 2010, vol. 29, no. 11, pp. 1311–1319. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.06.017>
6. Mishra A. K., Pandey B., Tyagi C., Chakraborty O., Kumar A., Jain A. K. Structural and functional analysis of chitinase gene family in wheat (*Triticum aestivum*). *Indian Journal of Biochemistry and Biophysics*, 2015, vol. 52, no. 2, pp. 169–178.
7. Shetty N. P., Jensen J. D., Knudsen A., Finnie C., Geshi N., Blennow A., Collinge D. B., Jørgensen H. L. Effects of β -1,3-glucan from *Septoria tritici* on structural defence responses in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2009, vol. 60, no. 15, pp. 4287–4300. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp269>
8. Valueva T. A., Mosolov V. V. Role of protease inhibitors in plant protection. *Uspekhi biologicheskoi khimii* [Advances in biological chemistry], 2002, vol. 42, pp. 193–216 (in Russian).
9. Schweizer P., Christoffel A., Dudler R. Transient expression of members of the germin-like gene family in epidermal cells of wheat confers disease resistance. *Plant Journal*, 1999, vol. 20, no. 5, pp. 541–552. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00624.x>
10. Li A.-L., Meng C.-S., Zhou R.-H., Ma Z.-Y., Jia J.-Z. Assessment of lipid transfer protein (LTP1) gene in wheat *Powdery mildew* resistance. *Agricultural Sciences in China*, 2006, vol. 5, no. 4, pp. 241–249. [https://doi.org/10.1016/s1671-2927\(06\)60045-x](https://doi.org/10.1016/s1671-2927(06)60045-x)

11. Hurkman W. J., Tanaka Ch. K. Germin gene expression is induced in wheat leaves by powdery mildew infection. *Plant Physiology*, 1996, vol. 111, no. 3, pp. 735–739. <https://doi.org/10.1104/pp.111.3.735>
12. Liu G., Sheng X., Greenshields D. L., Ogieglo A., Kaminskyj S., Selvaraj G., Wei Y. Profiling of wheat class III peroxidase genes derived from powdery mildew-attacked epidermis reveals distinct sequence-associated expression patterns. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2005, vol. 18, no. 7, pp. 730–741. <https://doi.org/10.1094/mpmi-18-0730>
13. Radyuk M. S., Viazau Y. V., Dremuk I. A., Shalygo N. V. Taumathin-like protein and oxalate oxidase as markers of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) resistance to powdery mildew (*Erysiphe graminis*). *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2017, vol. 61, no. 6, pp. 73–79 (in Russian).
14. Radyuk M. S., Viazau Y. V., Filipchik E. A., Shalygo N. V. Peculiarities of gene expression of PR-proteins in winter wheat seedlings with different resistance to pathogens. *Molekulyarnye, membrannye i kletochnye osnovy funkcionirovaniya biosistem: mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya; Trinadtsatyi s'ezd Belorusskogo obshchestvennogo ob'edineniya fotobiologov i biofizikov: tezisy dokladov (Belarus', Minsk, 27–29 iyunya 2018 goda)* [Molecular, membrane and cellular bases of the functioning of biosystems: international scientific conference; The thirteenth congress of the Belarusian public association of photobiologists and biophysicists: abstracts of reports (Belarus, Minsk, June 27–29, 2018)]. Minsk, 2017. p. 36 (in Russian).
15. Yarullina L. G., Veselova S. V., Ibragimov R. I., Shpirnaya I. A., Kasimova R. I., Akhatova A. R., Tsvetkov V. O., Maksimov I. V. Search for molecular markers of wheat resistance to fungal pathogens. *Agricultural Sciences*, 2014, vol. 5, no. 8, pp. 722–729. <https://doi.org/10.4236/as.2014.58076>
16. Ergon Å. I., Klemsdal S. S., Tronsmo A. M. Interactions between cold hardening and *Microdochium nivale* infection on expression of pathogenesis-related genes in winter wheat. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1998, vol. 53, no. 5–6, pp. 301–310. <https://doi.org/10.1006/pmpp.1998.0182>
17. Walia H., Wilson C., Wahid A., Condamine P., Cui X., Close T. J. Expression analysis of barley (*Hordeum vulgare* L.) during salinity stress. *Functional and Integrative Genomics*, 2006, vol. 6, no. 2, pp. 143–156. <https://doi.org/10.1007/s10142-005-0013-0>

Информация об авторах

Вязов Евгений Викторович – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: viazau@yahoo.com

Радюк Мечислав Степанович – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: radmes@mail.ru

Филипчик Елена Александровна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lenafil050494@mail.ru

Шальго Николай Владимирович – член-корреспондент, д-р биол. наук, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: shalygo@ibp.org.by

Information about the authors

Yauhen V. Viazau – Ph. D. (Biol.), Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: viazau@yahoo.com

Mechislav S. Radyuk – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: radmes@mail.ru

Elena A. Filipchik – Junior researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lenafil050494@mail.ru

Nikolai V. Shalygo – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: shalygo@ibp.org.by