

ISSN 1561-8323 (print)  
УДК 581.1+577.34.05

Поступило в редакцию 30.10.2017  
Received 30.10.2017

**М. С. Радюк, И. А. Дремук, Е. В. Вязов, член-корреспондент Н. В. Шальго**

*Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси,  
Минск, Республика Беларусь*

### **ТАУМАТИН-ПОДОБНЫЙ БЕЛОК И ОКСАЛАТОКСИДАЗА КАК МАРКЕРЫ УСТОЙЧИВОСТИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) К МУЧНИСТОЙ РОСЕ (*ERYSIPIHE GRAMINIS*)**

**Аннотация.** Изучен конститутивный уровень экспрессии генов, кодирующих PR-белки: тауматин-подобный белок (*Tlp*) и оксалатоксидазу (*OxOxid*) в проростках 20 коллекционных сортов озимой пшеницы с разной устойчивостью к мучнистой росе. Показано, что растения с повышенной устойчивостью к мучнистой росе имеют высокий уровень экспрессии гена *Tlp* и низкий уровень экспрессии гена *OxOxid*, либо высокий уровень экспрессии гена *OxOxid* и низкий уровень экспрессии гена *Tlp* соответственно. Предлагается использовать показатель «уровень экспрессии генов *Tlp* и *OxOxid*» для скрининга селекционного материала озимой пшеницы с целью выявления генотипов с повышенной устойчивостью к мучнистой росе.

**Ключевые слова:** озимая пшеница, PR-белки, тауматин-подобный белок, оксалатоксидаза, уровень экспрессии, мучнистая роса

**Для цитирования:** Тауматин-подобный белок и оксалатоксидаза как маркеры устойчивости озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к мучнистой росе (*Erysiphe graminis*) / М. С. Радюк [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2017. – Т. 61, № 6. – С. 73–79.

**Mechislav S. Radyuk, Irina A. Dremuk, Yauhen V. Viasau, Corresponding Member Nikolai V. Shalygo**

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

### **TAUMATHIN-LIKE PROTEIN AND OXALATE OXIDASE AS MARKERS OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) RESISTANCE TO POWDERY MILDEW (*ERYSIPIHE GRAMINIS*)**

**Abstract.** In the present article, we studied a correlation between an increased resistance of winter wheat seedlings of different varieties to powdery mildew and high levels of constitutive expression of genes encoding one of two pathogenesis-related proteins: thaumatin-like protein (*Tlp*) or oxalate oxidase (*OxOxid*). Highly resistant varieties have shown either high *Tlp* expression and low *OxOxid* expression or high *OxOxid* expression and low *Tlp* expression. We propose to use a combination of both *Tlp* and *OxOxid* gene expression levels as a marker for resistance of winter wheat breeding material to powdery mildew.

**Keywords:** winter wheat, PR-proteins, thaumatin-like proteins, oxalate oxidase, expression level, powdery mildew

**For citation:** Radyuk M. S., Dremuk I. A., Viasau Ya. V., 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).

Прорастание семян, в том числе и злаковых культур, сопровождается выделением в почву защитных антимикробных белков тионинов и дефензинов, которые подавляют рост патогенных микроорганизмов и дают проростку нормально сформироваться [1]. На более поздних стадиях развития проростков к защите растений от патогенов подключаются другие защитные белки. В частности, в ответ на грибковую инфекцию в растениях начинают синтезироваться так называемые pathogenesis-related proteins (PR-белки) [2].

По структуре и функциям PR-белки разделяют на 18 семейств. В озимой пшенице обнаружены PR-белки, важнейшими из которых являются: PR-1 белки, обладающие антифунгицидной активностью [3]; хитиназы (PR-3, PR-4, PR-8, PR-11), гидролизующие хитин грибов [4];  $\beta$ -1-3 глюканаза (PR-2), расщепляющая глюканы гифов [4]; пероксидаза (PR-9), способствующая укреплению клеточных стенок [5], тауматин-подобные белки (PR-5), лизирующие споры грибов [6]; ингибиторы протеиназ (PR-6), способные эффективно подавлять активность протеиназ [7], а также оксалатоксидаза или гермин (PR-16), который может генерировать пероксид водорода

и тем самым участвовать в защите растений от патогенов [8]. В озимой пшенице также находят белки, обладающие рибонуклеазной активностью (PR-4 и PR-10), связанной с их фунгицидными свойствами [9]. Отмеченные выше антимикробные белки дефензины и тионины также относят к PR-белкам (PR-12 и PR-13 соответственно) [2].

Особый интерес представляют белки, причисляемые к пятому семейству PR-белков. Все PR-5 белки сходны по своей аминокислотной последовательности с растительным белком тауматином, впервые выделенным из африканского растения *Thaumatococcus daniellii*, поэтому их еще называют тауматин-подобными белками (thaumatin-like proteins – TLP). Некоторые тауматин-подобные белки, выделенные из различных видов растений, показали антигрибную активность *in vitro* [10]. TLP выделены из арабидопсиса, кукурузы, соевых бобов, риса, пшеницы, табака, томата, тыквы, фасоли, ячменя, льна и других растений [10]. Большинство PR-5 белков имеют молекулярную массу ~22 кДа и стабилизируются восемью дисульфидными связями, что обеспечивает этим белкам высокую устойчивость к протеазам [10]. Механизм защитного действия этих белков до конца не изучен. Для PR-5 белков показаны эндогликанизная активность, пермеабиллизация мембран патогена, связывание с глюканами клеточной стенки гриба и запуск апоптоза в клетке патогена. Например, зеаматин (TLP из кукурузы) вызывал очень быстрый лизис клеток патогена *Neurospora crassa* даже при 4 °C [11].

Отдельные гены PR-5 белков были клонированы и использованы для создания трансгенных растений. Внедрение гена *Tlp* риса в табак и пшеницу повысило устойчивость растений к *Alternaria alternate*, *Fusarium graminearum* и *Alternaria solani*. Получены также трансгенные растения огурца, земляники, моркови [12] с генами *Tlp*, проявляющие повышенную устойчивость к действию многих патогенов.

Установлено, что содержание PR-белков в растениях увеличивается не только под воздействием биотических, но и абиотических факторов внешней среды, что объясняется преадаптацией растений к возможному инфицированию [6]. В частности, показано [6], что TLP могут накапливаться в апопласте проростков озимой пшеницы при холодной акклиматизации. Экспрессия гена этого белка в клетках заметно повышается при обработке проростков пшеницы абсцизовой кислотой и элиситорами (хитозаном, бета-глюканом и фракцией клеточной стенки *Fusarium oxysporum* и *Microdochium nivale*). В ходе лабораторных испытаний было установлено, что TLP ингибирует рост возбудителя снежной плесени *Microdochium nivale* даже при низкой температуре. Полученные результаты свидетельствуют о том, что TLP, накапливающиеся в апопласте проростков, способствуют устойчивости озимой пшеницы к снежной плесени. Также было показано [13], что сверхэкспрессия гена *TaTlp* в проростках пшеницы сорта *Yangmai 158* приводит к подавлению развития возбудителя мучнистой росы *Erysiphe graminis*. Это указывает на то, что уровень экспрессии гена *Tlp* можно рассматривать в качестве критерия устойчивости озимой пшеницы к этому опасному заболеванию.

Гермин или оксалатоксидаза (*OxOxid*) входит в состав семейства PR-15. Впервые гермины были обнаружены в зародышах ячменя, риса, кукурузы, пшеницы и ржи. Позднее было установлено, что гермины являются гликопротеинами, так как содержат углеводные компоненты, в том числе N-глюкан. Гермины участвуют в процессе роста и развития растений, а также в защите растений от биотических и абиотических стрессов. Олигомеры гермина обладают оксалатоксидазной активностью, т. е. расщепляют щавелевую кислоту. Предполагается, что гермины разлагают грибной токсин (щавелевую кислоту) с образованием пероксида водорода, который является сигнальной молекулой для развития механизмов устойчивости при патоген-индуцированной гибели растительных клеток и для лигнификации клеточных стенок. Показано, что оксалатоксидаза также принимает участие в защите растений пшеницы от мучнистой росы [8].

Цель работы – проведение сопоставительного анализа уровня экспрессии генов *Tlp* и *OxOxid* в проростках сортов озимой пшеницы с разной устойчивостью к мучнистой росе.

**Материалы и методы исследования.** Объектом исследования были листья зеленых проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) коллекционных сортов (Августина, Капылянка,

Элегия, Мера, Короганка, Зарница, Лютесценс 1062, Лютесценс 1163, Лютесценс 1164, Легенда, Odes'ka 200, Selianka odes'ka, Zymoiarika, FT Wonder, Acratos, Cubus, Kalita, Emmitt, Skagen, Saturnus), 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 ЛД-40, 130 мкМ · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>). Сорт Элегия, устойчивый к комплексу листовых болезней, был выбран в качестве стандарта.

Для определения уровня экспрессии генов, кодирующих PR-белки, из листьев проростков озимой пшеницы выделяли общую РНК с помощью реагента TRIzol G<sup>TM</sup> (AppliChem, Германия) по протоколу фирмы. Для получения кДНК на матрице РНК использовали реакцию обратной транскрипции с применением обратной транскриптазы. Реакцию проводили по стандартному протоколу фирмы с помощью набора реагентов RevertAid<sup>TM</sup> H Minus First Strand cDNA Synthesis Kit (Thermo scientific, Литва). Расчет и дизайн праймеров для белка TLP проводили самостоятельно в программе Vector NTI, используя последовательности клонированной ДНК и базу данных Nucleotide (NCBI). Праймеры для гена-нормализатора актина взяты из [14]. Олигонуклеотидные праймеры (таблица) были синтезированы в Институте биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси. Условия амплификации для праймеров подбирали экспериментально.

#### Нуклеотидная последовательность используемых в работе прямых (F) и обратных (R) праймеров

##### Nucleotide sequence of forward (F) and reverse (R) primers used in the work

Белок Protein	Ген Gene	Праймер Primer
Тауматин-подобный белок	<i>Tlp</i>	F-5'-AGCAACGCTGGCCGAGTACA-3' R-5'-TGGGGTGTGGTAGGCTTGC-3'
Оксалатоксидаза	<i>OxOxid</i>	F-5'-ATGACTTCCTCTTCTCGTCCAAG-3' R-5'-GGAGCTGAAGAGTGTCAATGG-3'
Актин	<i>Act</i>	F-5'-GCCACACTGTTCCAATCTATGA-3' R-5'-TGATGGAATTGTATGTCGCTTC-3'

ПЦР-анализ проводили на приборе MJ Mini Cycler (Bio-Rad, США) в следующих условиях: предварительная денатурация – при 95 °С, 3 мин; плавление – при 94 °С, 30 с; отжиг – при 50–53 °С, 45 с; элонгация – при 72 °С, 45 с, 36 циклов; конечная элонгация – при 72 °С, 10 мин; при 10 °С, 20 мин. Анализ полученных фрагментов проводили методом электрофореза в 2 %-ном агарозном геле, в ТАЕ (0,04 М Трис-ацетат, pH 8,0, 1 мМ ЭДТА) буфере при постоянном напряжении 110 В и силе тока 144 мА в течение 45–50 мин. Продукты амплификации выявляли после окрашивания 10×SYBR Green (Sigma-Aldrich) на приборе GelDoc 2000 под УФ-светом. Для обеспечения количественного анализа параллельно с амплификацией соответствующих участков исследуемого гена проводили амплификацию с геном-нормализатором (актином), экспрессия которого не изменяется при различных условиях роста растения. Количественный анализ полученных продуктов ПЦР проводили в программе TotalLab TL120.

В работе представлены данные трех независимых опытов со статистической обработкой результатов в программе SigmaPlot 12.5.

**Результаты и их обсуждение.** Проведенные эксперименты показали, что конститутивная экспрессия генов *Tlp* и *OxOxid* надежно регистрируется в проростках исследуемых сортов озимой пшеницы в нормальных условиях выращивания без инокуляции возбудителем мучнистой росы (рис. 1).

Наиболее высокий уровень экспрессии гена *Tlp*, превышающий в 2,20 раза стандарт (сорт Элегия, уровень экспрессии которого принят за 1,0) наблюдается в листьях пшеницы немецкого сорта Skagen (рис. 2, а). Относительно низкий уровень экспрессии гена *Tlp* (0,84 от стандарта) отмечен в листьях пшеницы сорта Мера. Это согласуется с данными о высокой устойчивости растений сорта Skagen к мучнистой росе, тогда как сорт Мера в условиях Республики Беларусь выше среднего поражается этим патогеном. У проростков среднеустойчивого к мучнистой росе сорта Zymoiarika уровень экспрессии гена *Tlp* превышал контроль в 1,3 раза. По уровню

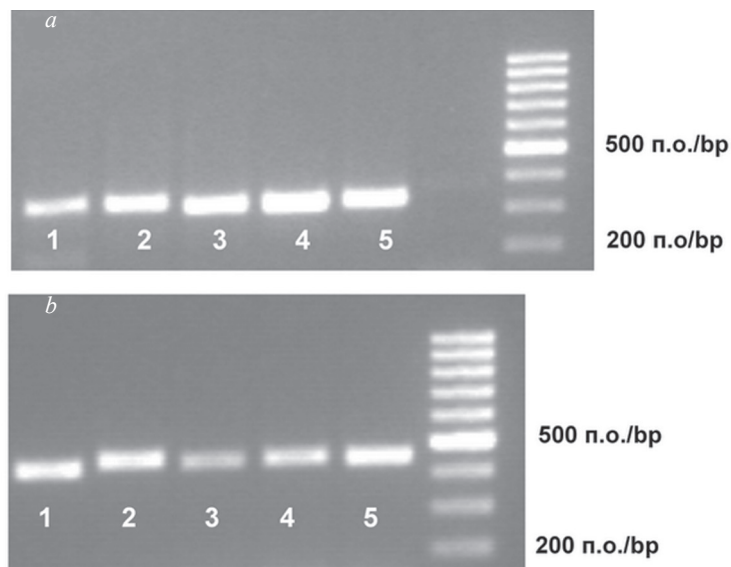


Рис. 1. Электрофоретическое разделение продуктов амплификации кДНК 5 сортов озимой пшеницы с праймерами для генов *Tlp* (a) и *OxOxid* (b): 1 – Лютеценс 1163, 2 – Лютеценс 1164, 3 – Легенда, 4 – Odes'ka 200, 5 – Selianka odes'ka

Fig. 1. Electrophoretic separation of cDNA amplification products of five winter wheat varieties with primers for *Tlp* (a) and *OxOxid* (b) genes: 1 – Lutescens 1163, 2 – Lutescens 1164, 3 – Legenda, 4 – Odes'ka 200, 5 – Selianka odes'ka

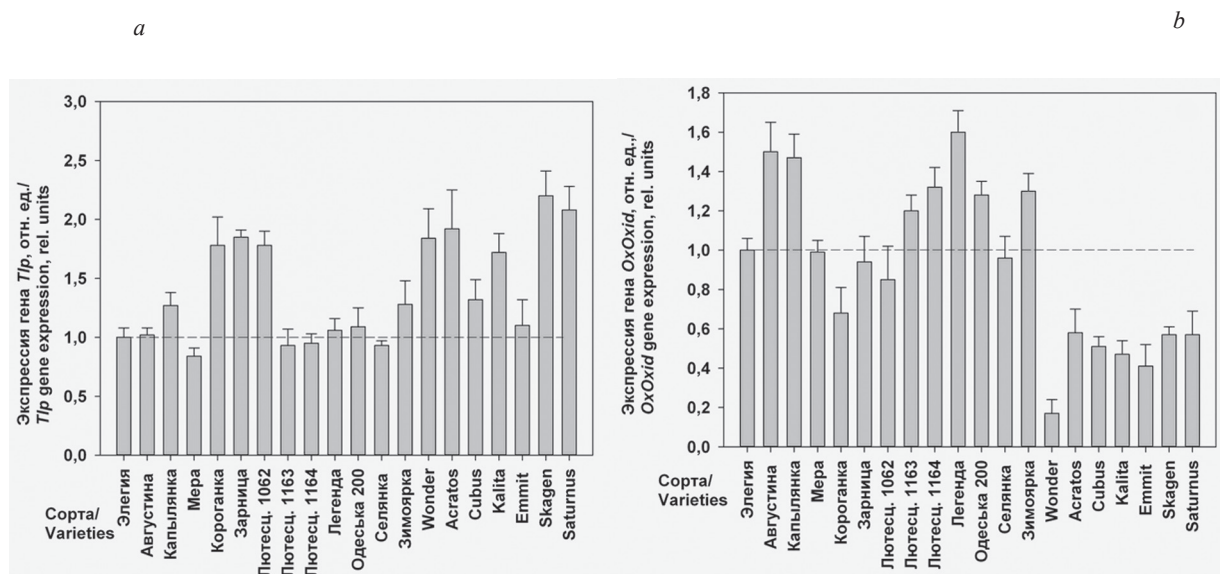


Рис. 2. Уровни экспрессии генов *Tlp* (a) и *OxOxid* (b) в 7-дневных проростках коллекционных сортов озимой пшеницы. За 1,0 принят уровень экспрессии генов в проростках сорта Элегия

Fig. 2. Levels of *Tlp* (a) and *OxOxid* (b) gene expression in 7-day seedlings of winter wheat collection varieties. Value of 1.0 corresponds to the level of gene expression Elegia variety

экспрессии гена *Tlp* все изученные сорта озимой пшеницы можно разбить на 3 группы. К первой группе можно отнести сорта пшеницы Августина, Лютесценс 1163, Лютесценс 1164, Легенда, Odes'ka 200 и Emmitt, которые по уровню экспрессии гена *Tlp* достоверно не отличающиеся от уровня экспрессии этого гена, зарегистрированного в стандартном сорте Элегия. Другую группу формируют сорта озимой пшеницы (Капылянка, Короганка, Зарница, Лютесценс 1062, Zymoiaarka, Wonder, Acratos, Cubus, Kalita, Skagen, Saturnus) с более высоким уровнем экспрессии гена *Tlp*, чем у сорта Элегия. К третьей группе можно отнести сорта озимой пшеницы с более низким уровнем гена *Tlp*, по сравнению со стандартом (Мера и Selianka odes'ka). В целом такое деление согласуется с устойчивостью растений этих сортов к мучнистой росе. Исключение составляют сорта Августина и Легенда, уровень экспрессии гена *Tlp* у которых находится на уровне контроля, в то время как эти сорта характеризуются более высокой устойчивостью к мучнистой росе по сравнению с сортом Элегия.

Сопоставительный анализ уровня экспрессии гена *OxOxid* указанных выше сортов озимой пшеницы позволил выявить закономерность: у сортов озимой пшеницы с высоким уровнем экспрессии гена *Tlp* (Короганка, Зарница, Лютесценс 1062, Wonder, Acratos, Cubus, Kalita, Skagen, Saturnus) наблюдается значительно более низкий уровень экспрессии гена *OxOxid* и, наоборот, у сортов озимой пшеницы с низким уровнем экспрессии гена *Tlp* (Лютесценс 1163, Лютесценс 1164, Легенда, Odes'ka 200) регистрируется более высокий уровень экспрессии гена *OxOxid* (рис. 2, *b*). Из полученных результатов видно, что между устойчивостью растений к мучнистой росе и уровнем экспрессии гена *OxOxid* существует обратная зависимость.

Известно, что PR-белки синтезируются не только индуцибельно в ответ на внедрение патогена, но и конститутивно, т. е. постоянно [15]. В частности, исследования, выполненные на ячмене, показали, что существует четкая прямая связь между количеством конститутивно синтезируемых тионинов (PR-белков, относящихся к 13 семейству), а также способностью растений к накоплению тионинов, и устойчивостью растений ячменя к заражению патогенами. Выявленная зависимость характеризовалась ярко выраженной сортоспецифичностью.

Результаты, полученные в данной работе, свидетельствуют о том, что экспрессия генов *Tlp* и *OxOxid*, формирующих устойчивость растений озимой пшеницы к мучнистой росе, также характеризуется сортоспецифичностью. При этом в формировании устойчивости растений к мучнистой росе участвует либо тауматин-подобный белок, либо оксалактоксидаза (гермин). На это указывает высокий конститутивный уровень экспрессии гена *Tlp* и низкая экспрессия гена *OxOxid* у одних сортов (Skagen и др.) или высокий конститутивный уровень экспрессии гена *OxOxid* и низкая экспрессия гена *Tlp* у других сортов озимой пшеницы (например, Легенда и Августина) соответственно. Сорта озимой пшеницы, у которых конститутивный уровень экспрессии обоих генов *Tlp* и *OxOxid* понижен, характеризовались и более низкой устойчивостью к мучнистой росе (Мера и Selianka odes'ka), а сорта озимой пшеницы, с высоким уровнем экспрессии генов *Tlp* и *OxOxid*, оказались восприимчивыми к патогенам. На основании полученных результатов предлагается использовать показатель «уровень экспрессии генов *Tlp* и *OxOxid*» для скрининга селекционного материала озимой пшеницы с целью выявления генотипов с повышенной устойчивостью к мучнистой росе.

**Заключение.** Показано, что между устойчивостью растений озимой пшеницы к мучнистой росе и конститутивным уровнем экспрессии генов *Tlp* и *OxOxid*, кодирующих синтез тауматин-подобного белка и оксалактоксидазу соответственно, существует определенная зависимость, имеющая ярко выраженную сортоспецифичность. Растения с повышенной устойчивостью к мучнистой росе имеют высокий конститутивный уровень экспрессии гена *Tlp* и низкий уровень экспрессии гена *OxOxid*, либо высокий конститутивный уровень экспрессии гена *OxOxid* и низкий уровень экспрессии гена *Tlp* соответственно. Предлагается использовать показатель «уровень экспрессии генов *Tlp* и *OxOxid*» для скрининга селекционного материала озимой пшеницы для выявления генотипов с повышенной устойчивостью к мучнистой росе.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Small cystein-rich antifungal proteins from radish: their role in host defense / F. R. G. Terras [et al.] // *Plant Cell*. – 1995. – Vol. 7, N 5. – P. 573–588. doi.org/10.2307/3870116
2. van Loon, L. C. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants / L.C. van Loon, M. Rep, C. M. J. Pieterse // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 2006. – Vol. 44, N 1. – P. 135–162. doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425
3. Characterization of a wheat pathogenesis-related protein, TaBWPR-1.2, in seminal roots in response to waterlogging stress / M. E. Haque [et al.] // *Journal of Plant Physiology*. – 2014. – Vol. 171, N 8. – P. 602–609. doi.org/10.1016/j.jplph.2013.12.003
4. 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. doi.org/10.1016/j.cropro.2010.06.017
5. Simonetti, E. Chromosomal location of four genes encoding Class III peroxidases in wheat / E. Simonetti, E. Alba, A. Delibes // *Phyton-International Journal of Experimental Botany*. – 2012. – Vol. 81. – P. 4–11.
6. Abscisic acid- and cold-induced thaumatin-like protein in winter wheat has an antifungal activity against snow mould, *Microdochium nivale* / C. Kuwabara [et al.] // *Physiol Plant*. – 2002. – Vol. 115, N 1. – P. 101–110. doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150112.x
7. Валуева, Т. А. Роль ингибиторов протеаз в защите растений / Т. А. Валуева, В. В. Мосолов // *Успехи биологической химии*. – 2002. – Т. 42. – С. 193–216.
8. 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. doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00624.x
9. PR-белки с рибонуклеазной активностью и устойчивость растений к патогенным грибам / Е. А. Филипенко [и др.] // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. – 2013. – Т. 17, № 2. – С. 326–334.
10. Selitrennikoff, C. Antifungal Proteins / C. Selitrennikoff // *Appl. and Environm. microb.* – 2001. – Vol. 67, N 7. – P. 2883–2894. doi.org/10.1128/aem.67.7.2883-2894.2001
11. Roberts, W. Zeamatin, an antifungal protein from maize with membrane-permeabilizing activity / W. Roberts, C. P. Selitrennikoff // *J. Gen. Microbiol.* – 1990. – Vol. 136, N 9. – P. 1771–1778. doi.org/10.1099/00221287-136-9-1771
12. Shestibratov, K. A. Transgenic Strawberry plants expressing a thaumatin II gene demonstrate enhanced resistance to *Botrytis cinerea* / K. A. Shestibratov, S. V. Dolgov // *Sci. Hortic.* – 2005. – Vol. 106, no. 2. – P. 177–189. doi.org/10.1016/j.scienta.2005.03.016
13. 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. doi.org/10.1016/s1875-2780(08)60014-0
14. Overexpression of defense response genes in transgenic wheat enhances resistance to Fusarium head blight / C. A. Makintosh [et al.] // *Plant Cell Rep.* – 2007. – Vol. 26. – P. 479–488. doi.org/10.1007/s00299-006-0265-8
15. Влияние неблагоприятных факторов внешней среды на содержание антимикробного белка тионина в проростках ячменя (*Hordeum vulgare*) / М. С. Радюк [и др.] // *Вестні НАН Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2014. – № 4. – С. 50–53.

## References

1. Terras F. R. G., Eggermont K., Kovaleva V., Raikhel N. V., Osborn R. W., Kester A., Rees S. B., Torrekens S., Van Leuven F., Vanderleyden J., Cammue B. P. A., Broekaert W. F. Small cystein-rich antifungal proteins from radish: their role in host defense. *The Plant Cell*, 1995, vol. 7, no. 5, pp. 573–588. doi.org/10.2307/3870116
2. 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. doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425
3. Haque M. E., Abe F., Mori M., Oyanagi A., Komatsu S., Kawaguchi K. Characterization of a wheat pathogenesis-related protein, TaBWPR-1.2, in seminal roots in response to waterlogging stress. *Journal of Plant Physiology*, 2014, vol. 171, no. 8, pp. 602–609. doi.org/10.1016/j.jplph.2013.12.003
4. 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. doi.org/10.1016/j.cropro.2010.06.017
5. Simonetti E., Alba E., Delibes A. Chromosomal location of four genes encoding Class III peroxidases in wheat. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 2012, vol. 81, pp. 4–11.
6. 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. doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150112.x
7. Valueva T. A., Mosolov V. V. Role of protease inhibitors in plant protection. *Uspekhi biologicheskoi khimii* [Biological Chemistry Reviews], 2002, vol. 42, pp. 193–216 (in Russian).
8. Schweizer P., Christoffel A., Dudler R. Transient expression of members of the germin-like gene family in epidermal cells of wheat confers disease resistance. *The Plant Journal*, 1999, vol. 20, no. 5, pp. 541–552. doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00624.x

9. Filipenko E. A., Kochetov A. V., Kanayama Y., Malinovsky V. I., Shumny V. K., Association between PR proteins with ribonuclease activity and plant resistance against pathogenic fungi. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2013, vol. 17, no. 2, pp. 326–334 (in Russian).
10. Selitrennikof C. Antifungal Proteins. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, vol. 67, no. 7, pp. 2883–2894. doi.org/10.1128/aem.67.7.2883-2894.2001
11. Roberts W., Selitrennikoff C. P. Zeamatin, an antifungal protein from maize with membrane-permeabilizing activity. *Journal of General Microbiology*, 1990, vol. 136, no. 9, pp. 1771–1778. doi.org/10.1099/00221287-136-9-1771
12. Shestibratov K. A., Dolgov S. V. Transgenic strawberry plants expressing a thaumatin II gene demonstrate enhanced resistance to *Botrytis cinerea*. *Scientia Horticulturae*, 2005, vol. 106, no. 2, pp. 177–189. doi.org/10.1016/j.scienta.2005.03.016
13. 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. doi.org/10.1016/s1875-2780(08)60014-0
14. Mackintosh C. A., Lewis J., Radmer L. E., Shin S., Heinen S. J., Smith L. A., Wyckoff M. N., Dill-Macky R., Evans C. K., Kravchenko S., Baldridge G. D., Zeyen R. J., Muehlbauer G. J. Overexpression of defense response genes in transgenic wheat enhances resistance to Fusarium head blight. *Plant Cell Reports*, 2007, vol. 26, pp. 479–488. doi.org/10.1007/s00299-006-0265-8
15. Radyuk M. S., Domanskaya I. N., Budakova E. A., Dremuk I. A., Shalygo N. V. Effect of abiotic environmental factors on the content of antimicrobial proteins thionins in barley (*Hordeum vulgare*). *Vestsi Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2014, no. 4, pp. 50–53 (in Russian).

### Информация об авторах

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

*Дремук Ирина Александровна* – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: irinadremuk@yandex.by.

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

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

### Information about the authors

*Radyuk Mechislav Stepanovich* – Ph. D. (Biology), 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.

*Dremuk Irina Alexandrovna* – Ph. D. (Biology), 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: irinadremuk@yandex.by.

*Viasau Yauhen Viktoravich* – 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: viazau@yahoo.com.

*Shalygo Nikolai Vladimirovich* – Corresponding Member, D. Sc. (Biology), 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.