

УДК 581.1:581.17.581.2(633.11)

О. Бобошко, асп., О. Панюта, канд. біол. наук, О. Артеменко, канд. біол. наук, Н. Таран, д-р біол. наук, проф.
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
В. Ємельянов, канд. біол. наук

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, Київ, Україна

ПАТОГЕН-ІНДУКОВАНЕ НАКОПИЧЕННЯ КАЛОЗИ ТА ФЕНОЛЬНИХ СПОЛУК У ПРОРОСТКАХ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

Однією з перших реакцій рослин на дію патогенів є накопичення калози та/або фенольних сполук, що призводить до укріплення клітинної стінки в місцях контакту рослини-живителя і патогену. Локальна захисна реакція стає сигналом, який викликає системні механізми захисту, що охоплюють весь рослинний організм. У зв'язку з цим метою роботи було визначення вмісту калози та фенольних сполук у проростках озимої пшениці сортів Миронівська 808 і Ренан, як конституційних, так і індукованих інфікуванням збудником очкової плямистості в діапазоні активних концентрацій їхніх титрів, та порівняння накопичення досліджуваних речовин у часі. Виділення та кількісне визначення калози проводили за модифікованим методом Каусса та ін. Для визначення загального вмісту фенольних сполук використовували реактив Фоліна-Чокальта. Визначено вміст конституційних і патоген-індукованих калози та фенольних сполук у проростках сортів озимої пшениці Миронівська 808 та Ренан. Виявлено, що у проростків пшениці відносно стійкого сорту Ренан вміст конституційних калози та фенольних сполук на початкових етапах вегетації вищий, ніж у проростків сприйнятливого сорту Миронівська 808, що пов'язано з генетично детермінованою стійкістю цього сорту до збудника очкової плямистості. У проростків пшениці сорту Миронівська 808 виявлено інтенсивніше патоген-індуковане накопичення калози порівняно з проростками сорту Ренан, але це не вплинуло на сумарну ефективність захисту від патогену. Крім того, найбільше патоген-індуковане накопичення калози у проростків пшениці відносно стійкого сорту Ренан відбувалось за використання інокулюма в концентрації 10^4 КУО/мл, а у проростків сприйнятливого сорту Миронівська 808 – 10^2 КУО/мл. З'ясовано, що більша кількість конституційних калози та фенольних сполук, а також інтенсивне їх накопичення за інфікування у проростків пшениці сорту Ренан є вирішальним фактором стійкості до збудника очкової плямистості.

Ключові слова: калоза, фенольні сполуки, пшениця, збудник очкової плямистості.

Вступ. Однією з перших реакцій рослин на патогенез є укріплення клітинних стінок, яке відбувається за рахунок того, що з зовнішньої сторони плазмалемі на суміжному з нею боці клітинної стінки накопичується калоза [1]. Крім того, що грани калози є механічним бар'єром на шляху гіфів грибів, вони також є місцем накопичення антимікробних вторинних метаболітів, у тому числі і фенолів. Такі надмолекулярні комплекси синергічно [2] перешкоджають проникненню патогену до клітини. У субепідермальних шарах рослинних тканин, які зазнали впливу стресу різного типу, у тому числі за інвазії патогену, часто синтезуються і накопичуються фенольні сполуки [3]. Формування стійкого фізико-хімічно-механічного бар'єра внаслідок зв'язування інвазійного агента з компонентами клітинної стінки сприяє утворенню кластерних структур і зумовлює підвищену стійкість тканин рослини до дії ферментних комплексів патогенів [4]. Крім того, синтезовані рослиною фенольні сполуки є природною альтернативою хімічним засобам контролю патогену сільськогосподарських культур [5, 6], що безперечно можна використовувати у біотехнології рослин, наприклад, ініціацією підвищення імунітету шляхом попереднього праймування [7, 8]. За розпізнаванням потенційних сигналів патогенезу та їх послідовної трансдукції відбувається генетично детермінована реалізація біохімічних реакцій імунної відповіді у рослинних клітинах, у тому числі синтез та накопичення фенолів [9]. Останнє призводить до виникнення у рослини патоген-асоційованих молекулярних патернів (PAMPs), так званого PAMP-тримерного імунітету [10]. У результаті цього розвиток та поширення інфекції найчастіше обмежується задовго до того, як патоген зможе проникнути у внутрішні шари рослинних тканин [11].

У разі пошкодження і захворювання в рослинних клітинах активується фермент поліфенол-оксидаза, яка окиснює феноли до високотоксичних хінонів. Такі сполуки отруюють клітини рослини-господаря та водночас вбивають патогенні мікроорганізми, інактивуючи їхні екзоферменти. Надалі рослини можуть перетворювати ці речовини на лігнін і, тим самим, нейтралізувати дію патогенів. Захисна дія "консервованих" фенольних сполук пов'язана з їх здатністю запобігати або

знижувати вплив оксидантного стресу на рослину та з їх використанням рослинними клітинами за умов повторного патогенезу або впливу інших несприятливих факторів середовища [12]. Антиоксидантні властивості фенолів зумовлені їх високою акцепторною активністю до радикалів. Вони здатні протистояти їхнім вільним електронам, що дозволяє стабілізувати та інактивувати ланцюгові реакції, у тому числі, знижувати надлишок активних форм кисню [13].

Калоза та фенольні сполуки входять до складу папіл – напівсферичних капсулоподібних утворень між плазмалемою та клітинною стінкою, та є динамічними компонентами патоген-індукованої імунної (PTI-pattern-triggered immunity) відповіді [14]. Тобто система захисту рослинного організму формується під впливом дестабілізуючих факторів середовища, які послідовно викликають зміни концентрацій та співвідношення складових речовин, що призводить до появи нових хімічних конгломератів та зв'язків, які кооперуючись формують нові надструктурні бар'єри для патогенів. За рахунок кооперативної поведінки зазначених компонентів захисної системи PTI посилюються механічні властивості клітинної стінки, забезпечується швидка та ефективна реалізація локальної біохімічної реакції-відповіді рослинних клітин та тканин на дію екстрацелюлярних ферментативних комплексів патогену чи механічного стресу та ін. [14]. У зв'язку з цим вивчення механізмів конституційної, індукованої та системної стійкості рослин, пов'язаних із накопиченням калози та синтезом фенольних сполук, як незамінних молекулярних захисних речовин, є вельми актуальним.

Мета дослідження передбачала визначення вмісту калози та фенольних сполук у проростках озимої пшениці сортів Миронівська 808 і Ренан, як конституційних, так і індукованих інфікуванням збудником очкової плямистості – гемібіотрофним грибом *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton (сучасна назва гриба *Oculimacula yallundae* (Wallwork & Spooner) Crous & W. Gams)) у діапазоні активних концентрацій їхніх титрів та порівняння накопичення обраних захисних речовин у часі.

Матеріали та методи. Використовували проростки озимої пшениці двох сортів – сприйнятливо до збудника очкової плямистості сорту Миронівська 808 та відносно стійкого сорту Ренан, що містить ген стійкості *Pch1* [15]. Пшеницю вирощували на піщаній культурі. Семидобові проростки інфікували суспензією конідій у концентрації 10^2 – 10^5 колонієутворюючих одиниць на мл (КУО/мл) [16] високовірulentного штаму 543 7/1 *P. herpotrichoides* із колекції Інституту захисту рослин НААН України. Контрольні варіанти обробляли дистильованою водою. Відбір рослинного матеріалу проводили кожні 24 години протягом 5 діб.

Виділення та кількісне визначення калози здійснювали за модифікованим методом Каусса та ін. [17]. Довжина хвилі збудження (λ_{ex}) становила 397 нм, а довжина хвилі вимірів (λ_{em}) – 490 нм.

Для визначення загального вмісту фенольних сполук використовували реактив Фоліна–Чокальта. Для побудови калібрувальної кривої і розрахунку вмісту загальної суми фенолів в екстрактах з етанолом використовували ферулову кислоту, як домінуючу фенольну речовину у злакових рослинах [18].

Рослинний матеріал висушували у провітрюваній сушильній шафі за 60°C. Розтирали 100 мг сухого матеріалу зі скляним порошком та екстрагували в 1 мл 95 % етанолу протягом 24 год. Виміри робили на спектрофотометрі за довжини хвилі 765 нм.

Досліди виконували в триразовому біологічному та аналітичному повторях. Результати опрацьовували статистично з використанням програми Microsoft Excel 2008.

Результати та їх обговорення. В ході експериментальної роботи було визначено кількість конституційної та патоген-індукованої калози у проростках пшениці досліджуваних сортів. Протягом 96 год відбувалося накопичення цього полісахариду, а в наступні 24 год (через 120 год) кількість калози не змінювалась (рис. 1). Динаміка вмісту конституційної калози у проростків

пшениці відносно стійкого сорту Ренан і сприйнятливо сорту Миронівська 808 була подібною. Слід звернути увагу, що протягом 48 год вміст калози у проростків пшениці обох сортів був майже однаковий, а через 72 год у проростків сорту Ренан збільшився на 20 % порівняно із проростками сорту Миронівська 808 і ця різниця зберігалася до закінчення експерименту. Протягом 120 год кількість конституційної калози у проростках пшениці сорту Ренан зросла в 1,6 раза, а в проростках сорту Миронівська 808 – у 1,4 раза. Тобто конституційна калоза інтенсивніше накопичувалась у проростків відносно стійкого сорту Ренан, ніж у проростків сприйнятливо сорту Миронівська 808.

Інокуляція суспензією конідій збудника очкової плямистості індукувала накопичення калози в проростках обох досліджуваних сортів, але кількість патоген-індукованої калози залежала від концентрації інокулята (рис. 1, А). Найбільше накопичення патоген-індукованої калози у проростків пшениці відносно стійкого сорту Ренан виявили за обробки суспензією конідій у концентрації 10^4 КУО/мл. За використання цієї концентрації інокулята вміст калози протягом експерименту зростав на 64–100 % порівняно з контролем. За впливом на інтенсивність накопичення патоген-індукованої калози у проростків пшениці сорту Ренан використані концентрації інокулята розміщуються у такому порядку: 10^4 КУО/мл > 10^5 КУО/мл > 10^3 КУО/мл > 10^2 КУО/мл.

У проростків пшениці сприйнятливо сорту Миронівська 808 найінтенсивніше патоген-індукована калоза накопичувалась за обробки суспензією конідій у концентрації 10^4 КУО/мл (рис. 1, Б). Вміст патоген-індукованої калози порівняно з вмістом конституційної калози протягом експерименту зростав на 114–160 %. Послідовність концентрацій інокулята за зменшенням індуктивного впливу на відкладання калози для проростків пшениці сорту Миронівська 808 така: 10^2 КУО/мл > 10^3 КУО/мл > 10^4 КУО/мл > 10^5 КУО/мл.

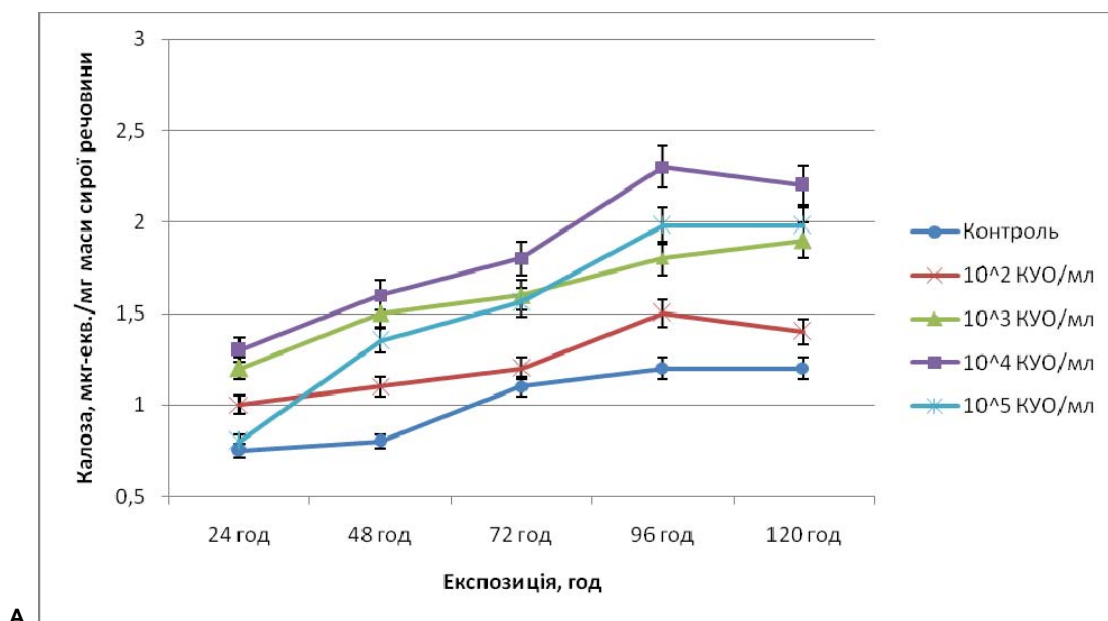


Рис. 1. Вміст калози у проростках пшениці сортів Ренан (А) і Миронівська 808 (Б) за інокуляції суспензією конідій *P. herpotrichoides*

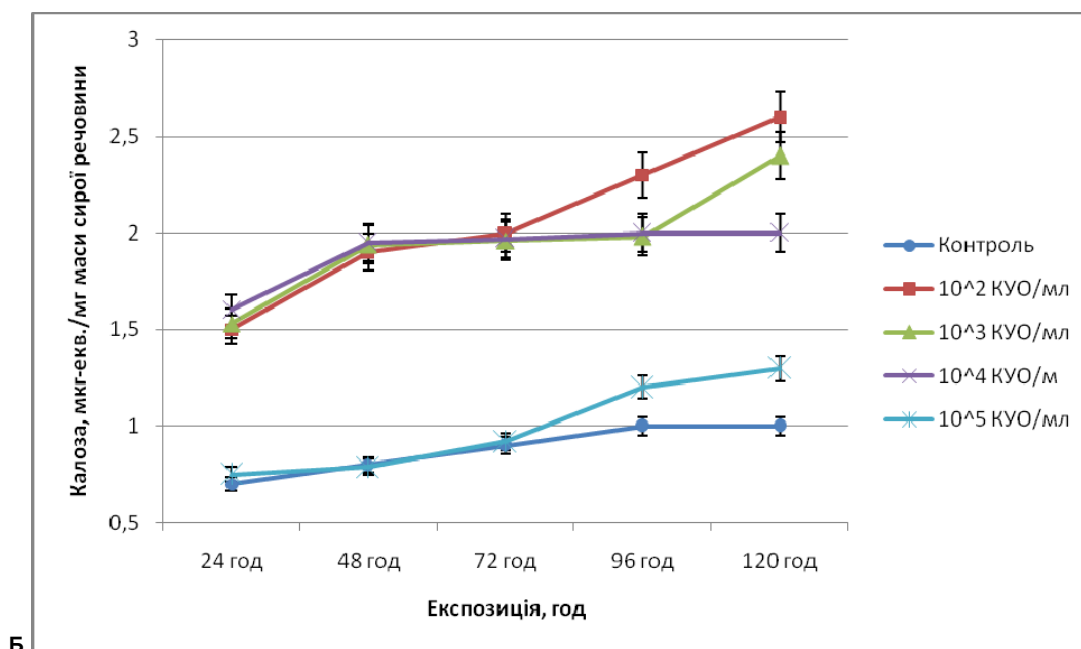


Рис. 1 (продовження). Вміст калози у проростках пшениці сортів Ренан (А) і Миронівська 808 (Б) за інокуляції суспензією конідій *P. herpotrichoides*

Як бачимо, найбільше патоген-індуковане накопичення калози у проростків пшениці відносно стійкого сорту Ренан відбувалось за використання інокулята у концентрації 10^4 КУО/мл, а у проростків сприйнятливого сорту Миронівська 808 – 10^2 КУО/мл, що в 100 разів нижче, ніж концентрація для проростків відносно стійкого сорту. На нашу думку, це пов'язано з різним рівнем сприйнятливості досліджуваних сортів до збудника очкової плямистості.

Через 120 год вміст патоген-індукованої калози у проростків пшениці відносно стійкого сорту Ренан, за обробки інокулятом у концентрації 10^4 КУО/мл, був нижчим, ніж у проростків сприйнятливого сорту Миронівська 808, за обробки інокулятом у концентрації 10^2 КУО/мл – на 15 %, хоча вміст конституційної калози через 120 год у проростків сорту Ренан був вищим, ніж у проростків сорту Миронівська 808 на 20 %. Виявлена залежність вмісту калози від концентрації інокулята свідчить, що у проростків пшениці відносно стійкого сорту Ренан активуються специфічні складові мультикомпонентної системи захисту від патогену. Вони пов'язані з відкладанням калози, яка обмежує доступ поживних речовин до патогену та ізолює його. Крім того, відбувається порушення транспорту речовин по флоемі, по якій передається сигнал індукції системної стійкості, унаслідок чого рівень активації захисних реакцій знижується.

Визначення кількості конституційних і патоген-індукованих фенольних сполук у проростків пшениці обох досліджуваних сортів показало, що збільшення відбувалось протягом всього експерименту і було прямо пропорційним підвищенню концентрації інокулята.

Накопичення конституційних фенольних сполук у проростків пшениці сортів Ренан та Миронівська 808 відбувалось протягом всього експерименту (рис. 2). Максимальний вміст фенолів у проростків сорту Ренан спостерігали через 120 год, він був у 2,4 раза більший порівняно з 24 год дослідження (рис. 2, А).

Максимальний вміст конституційних фенольних сполук у проростків сорту Миронівська 808 виявили також через 120 год після інфікування, він у 4,3 раза був більший, ніж у перші 24 години експерименту (рис. 2, Б). Хоча конституційні фенольні сполуки інтенсивніше накопичувались у проростків пшениці сприйнятливого сорту Миронівська 808, ніж у проростків відносно стійкого сорту Ренан, проте, протягом 120 год вміст фенольних сполук у проростків пшениці сорту Ренан був вищим порівняно з сортом Миронівська 808 у 1,1–2,6 раза.

Дослідження вмісту патоген-індукованих фенольних сполук показали, що через 24 год після інокуляції кількість фенольних сполук збільшилася порівняно з контролем у проростків обох сортів. Слід зазначити, що збільшення відбувалось пропорційно підвищенню концентрації інокулята. За інтенсивністю патоген-індукованого накопичення фенольних сполук у проростків пшениці сортів Ренан та Миронівська 808 використані концентрації інокулята розміщуються у такому порядку: 10^5 КУО/мл > 10^4 КУО/мл > 10^3 КУО/мл > 10^2 КУО/мл (рис. 2).

Найінтенсивніше накопичення фенольних сполук у інфікованих проростків пшениці сортів Ренан та Миронівська 808 відбувалось через 24 год та становило відповідно 132–199 % і 252–395 % стосовно контролю (рис. 2). У проростків сприйнятливого сорту Миронівська 808 виявлено більший приріст вмісту патоген-індукованих фенольних сполук порівняно з контролем, але вміст патоген-індукованих фенольних сполук у проростків відносно стійкого сорту Ренан був у 1,2 раза вищим, ніж у проростків сорту Миронівська 808. Варто зазначити, що добовий приріст вмісту фенольних сполук у інфікованих зразках обох сортів надалі поступово зменшувався.

За обробки суспензією конідій у концентрації 10^5 КУО/млу проростків пшениці сорту Ренан кількість патоген-індукованих фенольних сполук з 24 год по 120 год зросла на 23 %, а у проростків сорту Миронівська 808 – на 37 %.

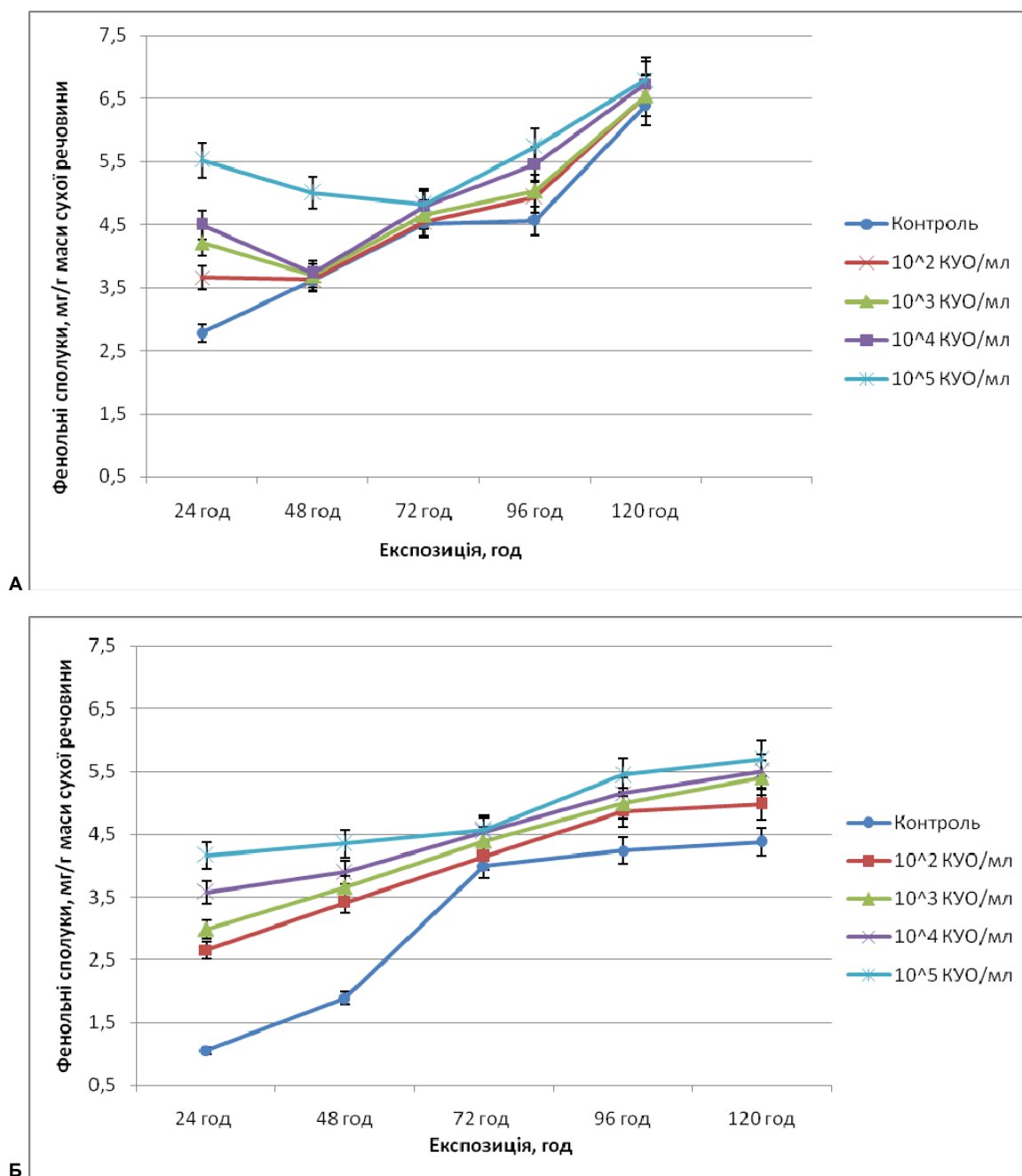


Рис. 2. Вміст фенольних сполук у проростках пшениці сортів Ренан (А) і Миронівська 808 (Б) за інюкуляції суспензією конідій *P. herpotrichoides*

Більший вміст фенольних сполук, як конституційних так і патоген-індукованих, протягом 120 годин помічено у проростків відносно стійкого сорту Ренан. Проте приріст вмісту фенолів стосовно контролю більший у проростків пшениці сприйнятливої сорту Миронівська 808.

Таким чином, у 7–12-добових проростків пшениці відносно стійкого сорту Ренан вміст конституційних фенольних сполук більший, ніж у проростків сприйнятливої сорту Миронівська 808. Інтенсивне накопичення фенолів у проростків обох сортів відбувалося в перші 24 год після інфікування. Починаючи з 48 год інфікування у проростків сорту Ренан інтенсивність накопичення фенольних сполук була нижчою, ніж у проростків сорту Миронівська 808. Такі результати свідчать про те, що ймовірно, антиоксидантна функція фенолів реалізується на ранніх стадіях стресової відповіді, а згодом їх накопичення у тканинах рослин може гальмувати ріст і фотосинтетичні процеси [19]. Саме тому зменшення накопичення фенольних сполук у проростків пшениці

сорту Ренан, що зазнали стресу під впливом патогенного гриба, доцільно розглядати як компенсаторний ефект, тобто в перші 24 год розвитку інфекція пригнічується фенолами і в результаті не потрібно витрачати енергетичні ресурси для синтезу фенольних сполук за відсутності патогену. Високий вміст цих сполук у проростках пшениці досліджуваних сортів за патогенезу підтверджує їхню участь у реакції-відповіді рослинного організму на стрес, як антиоксидантів. Отримані результати свідчать про важливе значення фенольних сполук в адаптації рослин за патогенезу.

Результати проведених досліджень по визначенню вмісту калози та фенольних сполук у проростках пшениці сприйнятливої і відносно стійкого до збудника очкової плямистості сортів свідчать про можливий зв'язок накопичення цих речовин за патогенезу: у разі зменшення вмісту калози – збільшується вміст фенольних сполук і навпаки. Наприклад, за інфікування протягом експерименту у проростків пшениці відносно

стійкого сорту Ренан вміст калози був нижчий, ніж у проростків сприйнятливого сорту Миронівська 808 (рис. 1), але вміст фенольних сполук – вищий (рис. 2). Імовірно, калоза і фенольні сполуки діють як скоординований захисний комплекс.

Висновки. Отже, нами виявлено, що у проростків пшениці відносно стійкого сорту Ренан вищий вміст конституційних калози та фенольних сполук пов'язаний з генетично детермінованою (містять ген *Pch1*) стійкістю цього сорту до збудника очкової плямистості *Pseudocercospora herpotrichoides*. У проростків сприйнятливого сорту Миронівська 808 виявлено інтенсивніше патоген-індуковане накопичення калози порівняно з проростками несприйнятливого сорту Ренан, але це не вплинуло на сумарну ефективність захисту від патогену. Можна припустити, що більша кількість конституційної калози та фенольних сполук, а також швидкість індукції їх синтезу й накопичення визначають ефективність реакції-відповіді сорту та можуть бути вирішальним фактором його стійкості до патогенного гриба *P. herpotrichoides*.

Список використаних джерел:

1. Callose deposition in the processing of the cells of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) biotic elicitors / V. Emelyanov, J. Kravchuk, S. Poliakovskiy, O. Dmitriev // Cytology and Genetics. – 2008. – Vol. 42, № 2. – P. 21–28.
2. Prigogine I. Modern thermodynamics / I. Prigogine, D. Kondepudi // From Heat Engines to Dissipative Structures. – M.: Mir, 2002. – 462 p.
3. Modulation of chlorogenic acid biosynthesis in *Solanum lycopersicum*; consequences for phenolic accumulation and UV-tolerance / C. Cle, L. Hill, R. Niggeweg et al. // Phytochemistry. – 2008. – Vol. 69, № 11. – P. 2149–2156.
4. Zeyen R. Epidermal cell papillae / R. Zeyen, T. Carver, M. Lyngkjær // The Powdery Mildews: a comprehensive treatise. – MN, USA: APS Press, 2002. – P. 107–125.
5. Anti-cariogenic effects of polyphenols from plant stimulant beverages (cocoa, coffee, tea) / G. Ferrazzano, I. Amato, A. Ingenito et al. // Fitoterapia. – 2009. – Vol. 80, № 20. – P. 255–262.
6. Antioxidant and antibacterial activities of polyphenols from ethnobotanical plants of Burkina Faso / D. Karou, M. Dicko, J. Simpore, A. Traore // African Journal of Biotechnology. – 2005. – Vol. 4, № 8. – P. 823–828.
7. Priming: getting ready for battle / U. Conrath, G. Beckers, V. Flors et al. // Mol. Plant-Microbe Interact. – 2006. – Vol. 19, № 10. – P. 1062–1071.
8. Primed plants do not forget / V. Pastor, E. Luna, B. Mauch-Mani et al. // Environmental and Experimental Botany. – 2012. – Vol. 94. – P. 46–56.
9. Priming, induction and modulation of plant defense responses by bacteria lipopolysaccharides / M. Newman, J. Dow, A. Molinaro, M. Parrilli // Journal of Endotoxin Research. – 2007. – Vol. 13. – P. 69–84.
10. Zipfel C. Pattern-recognition receptors in plant innate immunity / C. Zipfel // Current Opinion in Immunology. – 2008. – Vol. 20, № 1. – P. 10–16.
11. Nicaise V. Recent advances in PAMP-triggered immunity against bacteria: pattern recognition receptors watch over and raise the alarm / V. Nicaise, M. Roux, C. Zipfel // Plant Physiology. – 2009. – Vol. 150, № 4. – P. 1638–1647.
12. Plotnikova L. Cytological, molecular and genetic bases of plant species immunity to fungal pathogens / L. Plotnikova // Mycology and Phytopathology. – 2008. Vol. 42, № 5. – P. 393–410.
13. Differential accumulation of callose, arabinoxylan and cellulose in nonpenetrated versus penetrated papillae on leaves of barley infected with *Blumeria graminis* f. sp. *Hordei* / J. Chowdhury, M. Henderson, P. Schweizer et al. // New Phytologist. – 2014. – Vol. 3, № 204. – P. 650–660.
14. Underwood W. The Plant Cell Wall: A Dynamic Barrier Against Pathogen Invasion / W. Underwood // Front. Plant. Sci. – 2012. – Vol. 3. – № 8. – P. 483–593.
15. Wei L. Advances and prospects in wheat eyespot research: Contribution from genetics and molecular tools / L. Wei // Journal of Phytopathology. – 2011. – Vol. 7, № 8. – P. 235–243.
16. Panyuta O. Method of infection to assess the stability of winter wheat to the pathogen *Tserkosporelozu* / O. Panyuta, V. Belava, N. Taran // UA Patent № 389960, Ukraine, A01N 1/04, Bull. № 9, 2014.

17. Kauss H. The degrees of polymerization and N-acetylation of chitosan determine its ability to elicit callose formation in suspension cells and protoplasts of *Catharanthus roseus* / H. Kauss, W. Jeblick, A. Domard // Planta. – 1989. – Vol. 178, issue 3. – P. 385–392.

18. Phenolic acid profiles and antioxidant activities of wheat bran extracts and the effect of hydrolysis conditions / K. Kim, R. Tsao, R. Yang, S. Cui // Food Chemistry. – Vol. 95, issue 3. – P. 466–473.

19. Features of physiological and biochemical processes of spring wheat plants after using fungicide / N. Lysenko, E. Prudnikova, N. Khilkova, E. Tchekalin // Scientific notes of Orel state university. Series: Natural, technical and medical sciences. – 2012. – № 6–1. – P. 385–388.

References:

1. Emelyanov V., Kravchuk J., Poliakovskiy S., Dmitriev O. Callose deposition in the processing of the cells of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) biotic elicitors, Cytology and Genetics, 2008, vol. 42, № 2, pp. 21–28.
2. Prigogine I., Kondepudi D. Modern thermodynamics. From Heat Engines to Dissipative Structures, M.: Mir, 2002 – 462 p.
3. Cle C., Hill L., Niggeweg R., Martin, C., Guisez Y., Prinsen E., Jansen M. Modulation of chlorogenic acid biosynthesis in *Solanum lycopersicum*; consequences for phenolic accumulation and UV-tolerance, Phytochemistry, 2008, vol. 69, № 11, pp. 2149–2156.
4. Zeyen R., Carver T., Lyngkjær M. Epidermal cell papillae. The Powdery Mildews: a comprehensive treatise. MN, USA: APS Press; 2002. pp. 107–125.
5. Ferrazzano G., Amato I., Ingenito A., Natale A., Pollio A. Anti-cariogenic effects of polyphenols from plant stimulant beverages (cocoa, coffee, tea), Fitoterapia, 2009, vol. 80, № 20, pp. 255–262.
6. Karou D., Dicko M., Simpore J., Traore A. Antioxidant and antibacterial activities of polyphenols from ethnobotanical plants of Burkina Faso, African Journal of Biotechnology, 2005, vol. 4, № 8, pp. 823–828.
7. Conrath U., Beckers G., Flors V., Garcia-Agustin P., Jakab G., Mauch F., Newman M., Pieterse C., Poinssot B., Pozo M., Pugin A., Schaffrath U., Ton J., Wendehenne D., Zimmerli L., Mauch-Mani B. Priming: getting ready for battle, Mol. Plant-Microbe Interact, 2006, vol. 19, № 10, pp. 1062–1071.
8. Pastor V., Luna E., Mauch-Mani B., Ton J., Flors V. Primed plants do not forget. Environmental and Experimental Botany, 2012, vol. 94, pp. 46–56.
9. Newman M., Dow J., Molinaro A., Parrilli M. Priming induction and modulation of plant defense responses by bacteria lipopolysaccharides, Journal of Endotoxin Research, 2007, vol. 13, pp. 69–84.
10. Zipfel C. Pattern-recognition receptors in plant innate immunity, Current Opinion in Immunology, 2008, vol. 20, № 1, pp. 10–16.
11. Nicaise V., Roux M., Zipfel C. Recent advances in PAMP-triggered immunity against bacteria: pattern recognition receptors watch over and raise the alarm, Plant Physiology, 2009, vol. 150, № 4, pp. 1638–1647.
12. Plotnikova L. Cytological, molecular and genetic bases of plant species immunity to fungal pathogens, Mycology and Phytopathology, 2008, vol. 42, № 5, pp. 393–410.
13. Chowdhury J., Henderson M., Schweizer P., Burton R., Fincher G., Little A. Differential accumulation of callose, arabinoxylan and cellulose in nonpenetrated versus penetrated papillae on leaves of barley infected with *Blumeria graminis* f. sp. *Hordei*, New Phytologist, 2014, vol. 3, № 204, pp. 650–660.
14. Underwood W. The Plant Cell Wall: A Dynamic Barrier Against Pathogen Invasion, Front. Plant. Sci., 2012, vol. 3, № 8, pp. 483–593.
15. Wei L. Advances and prospects in wheat eyespot research: Contribution from genetics and molecular tools. Journal of Phytopathology, 2011.
16. Panyuta O., Belava V., Taran N. Method of infection to assess the stability of winter wheat to the pathogen *Tserkosporelozu*, UA Patent no. 389960, Ukraine, A01N 1/04, Bull. № 9, 2014.
17. Kauss H., Jeblick W., Domard A. The degrees of polymerization and N-acetylation of chitosan determine its ability to elicit callose formation in suspension cells and protoplasts of *Catharanthus roseus*, Planta, 1989, vol. 178, issue 3, pp. 385–392.
18. Kim K., Tsao R., Cui S. Phenolic acid profiles and antioxidant activities of wheat bran extracts and the effect of hydrolysis conditions, Food Chemistry, vol. 95, issue 3, pp. 466–473.
19. Lysenko N., Prudnikova E., Khilkova N., Tchekalin E. Features of physiological and biochemical processes of spring wheat plants after using fungicide, Scientific notes of Orel state university. Series: Natural, technical and medical sciences, 2012, № 6-1, pp. 385–388.

Надійшла до редколегії 17.09.2018

Отримано виправлений варіант 18.10.2018

Підписано до друку 18.10.2018

Received in the editorial 17.09.2018

Received a revised version on 18.10.2018

Signed in the press on 18.10.2018

Е. Бобошко, асп., О. Панюта, канд. биол. наук, А. Артеменко, канд. биол. наук, Н. Таран, д-р биол. наук, проф.
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна,
В. Емельянов, канд. биол. наук
Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Киев, Украина

ПАТОГЕН-ИНДУЦИРОВАННОЕ НАКОПЛЕНИЕ КАЛЛОЗЫ И ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ПРОРОСТКАХ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Одной из первых реакций растений на патогены является накопление каллозы и/или фенольных соединений, что приводит к укреплению клеточной стенки в местах контакта растения-хозяина и патогена. Локальная защитная реакция становится сигналом, который