

NEWS

OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

SERIES OF BIOLOGICAL AND MEDICAL

ISSN 2224-5308

Volume 1, Number 313 (2016), 172 – 178

THE PARTICIPATION OF β -1,3-GLUCANASE AND CHITINASE IN DEFENSE RESPONDS OF POTATO BY INFECTED *Fusarium solani*

**A. K. Tursunova, O. A. Sapko, O. V. Chebonenko, Y. M. Dyo,
A. Zh. Amirkulova, A. O. Abaildayev, A. Sh. Utarbaveva**

M. A. Aitkhozhin Institute of Molecular Biology and Biochemistry, Almaty, Kazakhstan.

E-mail: a.utar@mail.ru

Key words: *Solanum tuberosum*, *Fusarium solani*, chitinase, β -1,3 glucanase.

Abstract. The effect of culture filtrate (CF) *Fusarium solani* on the activity of the cytoplasmic form of β -1,3-glucanase and chitinase and its polymorphism in the tubers and sterile potato seedlings with different resistance to the fungus was investigated. It is found that changes in the activity of hydrolytic enzymes by treatment of extracellular fungal metabolites depend on the resistance of the host plant, tissue localization and concentration of metabolites. Low doses of CF induced reversible synchronous activity of both enzymes in the tissues of the tuber resistant cultivar (by 35-70%) and increased activity of chitinase in the tubers sensitive cultivar (by 55-60%). The CF was inhibited the activity of enzymes in sterile seedlings. High doses of CF showed the inhibitory activity. Metabolites CF had no effect on the original composition of the enzyme isoforms, but changed its activities. In CF-treated seedlings was observed a decrease in the activity of alkaline and neutral isoforms of β -1,3-glucanase (pI 10,0-6,1) and chitinase (pI 10,0-8,8) and an increase of activity of acidic chitinase isoforms (pI 3,5).

УЧАСТИЕ β -1,3-ГЛЮКАНАЗЫ И ХИТИНАЗЫ В ЗАЩИТНОМ ОТВЕТЕ КАРТОФЕЛЯ ПРИ ЗАРАЖЕНИИ *Fusarium solani*

**А. К. Турсунова, О. А. Сапко, О. В. Чебоненко, Ю. М. Де,
А. Ж. Амиркулова, А. О. Абайлдаев, А. Ш. Утарбаева**

РГП «Институт молекулярной биологии и биохимии им. М. А. Айтхожина» КН МОН РК,
Алматы, Казахстан

Ключевые слова: *Solanum tuberosum*, *Fusarium solani*, хитиназа, β -1,3 глюканаза.

Аннотация. Исследовано влияние культурального фильтрата (КФ) *Fusarium solani* на активность цитоплазматических форм β -1,3-глюканазы и хитиназы и их полиморфизм в клубнях и стерильных проростках картофеля с разной устойчивостью к грибу. Установлено, что изменения активности гидролитических ферментов, вызванные экстрацеллюлярными метаболитами гриба, зависят от устойчивости растения-хозяина, тканевой локализации ферментов и концентрации метаболитов. Низкие дозы КФ обратимо синхронно индуцировали активность обоих ферментов в тканях клубня устойчивого сорта (на 35-70%), и повышали активность хитиназы в клубнях чувствительного сорта (на 55-60%). В стерильных проростках КФ ингибировал активность ферментов. Высокие дозы КФ обладали только ингибиторной активностью. Метаболиты КФ не влияли на исходный состав изоформ ферментов, но изменяли их активность. В обработанных КФ проростках наблюдали уменьшение активности щелочных и нейтральной изоформ β -1,3-глюканазы (pI 10,0-6,1) и хитиназы (pI 10,0-8,8) и возрастание активности кислой изоформы хитиназы (pI 3,5).

Картофель - важнейшая продовольственная культура в Казахстане и изучению его устойчивости, в том числе к грибным патогенам, посвящено множество исследований. Грибы рода *Fusarium* поражают различные виды культурных растений. *F.solani* и его разновидности вызывают

корневые и стеблевые гнили растений. Сухая фузариозная гниль относится к наиболее вредоносным и распространенным заболеваниям клубней картофеля в период хранения [1]. Встречаемость фузариоза клубней в комплексе гнилей при хранении может достигать 70-100 % от их общего количества.

Инфицирование растений патогенами активирует разнообразные системы защиты клеток: образование активных форм кислорода – «окислительный взрыв», синтез фитоалексинов, усиление лигнификации клеточных стенок и многие другие. Важной частью защитной стратегии растений и формирования устойчивости к патогенам является активация синтеза белков с защитной функцией, PR-белков. Растительные хитиназы (ЕС 3.2.1.14) и β -1,3-глюканазы (ЕС 3.2.1.39) относятся к семейству наиболее известных белков защитного ответа, роль которых при патогенезе не вызывает сомнения. Активность этих ферментов значительно изменяется при поражении растений различного рода патогенами: вирусами, бактериями, грибами. Мишениами для β -1,3-глюканазы и хитиназы служат, соответственно, β -1,3-глюкан и хитин, являющиеся основными компонентами клеточной стенки большинства грибных патогенов. Защитная функция гидролитических ферментов, главным образом, связана с их способностью разрушать клеточную стенку и, тем самым, тормозить дальнейший рост и распространение гифов по растительным тканям [2]. Вместе с этим, гидролиз полисахаридов клеточных стенок грибных и бактериальных патогенов приводит к образованию элиситор-активных фрагментов, которые индуцируют другие защитные реакции. Наиболее изученными системами хозяин-патоген являются системы с взаимодействием «ген на ген», в которых единственны аллели хозяина и паразита определяют реакции растений. К таким подробно изученным системам относятся соя – *Phytophthora megasperma f.sp. glycinea*, картофель – *Phytophthora infestans*, фасоль – *Colletotrichum lindemuthianum* [3]. О механизмах устойчивости системы картофель – *F. solani* известно значительно меньше. Исследования подтверждают корреляцию в активации ряда PR-белков с устойчивостью картофеля к патогенам. Как правило, хитиназы и глюканазы активно вовлекаются в защитные реакции картофеля при патогенезе [4]. Показано, что инфицирование грибом индуцирует реакцию гиперчувствительности, повышает активность глюканаз и других белков в устойчивых сортах картофеля [5]. Установлено, что кислые формы глюканазы, выделенные из картофеля, проявляют антрафунгальную активность [6]. Отмечен ярко выраженный синергизм антрафунгальной активности хитиназ и глюканаз [7].

Как правило, в здоровых растениях уровень синтеза многих PR-белков достаточно низкий. При этом некоторые изоформы, связанные с нормальным онтогенезом, могут накапливаться конститутивно [8]. При заражении фитопатогенами уровень экспрессии генов хитиназ и глюканаз возрастает в несколько раз и обычно индуцируется координировано, что составляет важную часть защитной стратегии растений [9]. Несмотря на интенсивные исследования роли хитиназ и β -1,3-глюканаз, вопрос участия этих ферментов в формировании иммунного ответа у растений до сих пор остается не достаточно выясненным.

Целью данного исследования было изучение роли β -1,3-глюканазы и хитиназы в биохимических механизмах устойчивости картофеля при заражении *F. solani*.

Объекты и методы исследований

Объектами исследования служили клубни и стерильные проростки сортов картофеля с различной устойчивостью к *F. solani*: Тамаша, Ушконыр (относительно устойчивые), Санта (восприимчивый). Штамм условно патогенного гриба *F. solani* (штамм 0167), приобретен из республиканской коллекции микроорганизмов. Гриб *F. solani* культивировали в жидкой питательной среде Чапека [10], дополненной картофельным отваром. Культуральный фильтрат (КФ) получали после роста гриба при температуре 22-24°C в течение 3 недель без перемешивания. Моделью исследований служили диски, вырезанные из внутренней части клубней картофеля ($d=1,5\text{ см}$, $h=1\text{ см}$) и пробирочные растения, которые выращивали на агаризованной среде Мурасиге-Скуга. КФ наносили на диски (40мкл), или опрыскивали им проростки из пульверизатора (0,4мл). Активность глюканазы определяли по методу [11] с модификациями. Для этого 0,5-1г растительного образца гомогенизировали в 3мл 0,05М ацетатного буфера, pH-5,2 и инкубировали в холодильнике 30 минут. Полученный экстракт центрифugировали 10 минут при 10 000 об/мин. Анализировали супернатант. 0,1 мл экстракта смешивали с 0,1 мл 0,5% ламинарина и инкубировали при 37°C в

термостате 30 минут. Реакцию останавливали добавлением 1 мл ДНС. Пробирки кипятили 5 минут на водяной бане. Смесь охлаждали до комнатной температуры и измеряли оптическую плотность при длине волны 540 нм. Активность фермента рассчитывали по калибровочной кривой, построенной по глюкозе (0,5-5,0 мкм). Активность хитиназы определяли по методу [12] с модификациями. Для этого к 0,1 мл растительного экстракта добавляли 0,2 мл коллоидного хитина и инкубировали при 37°C в термостате 4 часа. Реакцию останавливали добавлением 1 мл ДНС. Пробирки кипятили 5 мин. Образцы центрифугировали 10 мин при 5000 об./мин для осветления образца и измеряли оптическую плотность при 545нм. Активность фермента рассчитывали по калибровочной кривой по N-ацетилглюкозамину (20-500мкг/мл). Изоэлектрофокусирование (ИЭФ) проводили на пластине 5% ПААГ размером 9 x15 см и толщиной 1мм с 1% амфолинами в диапазоне pH 3,5-10,0 фирмы Serva (Германия). Разделение изоформ фермента осуществляли при 400 Вт в течение 4 часов на приборе Multiphor II. ИЭФ хитиназы проводили по методу [13], глюканазы - по методу [14]. Белок определяли микробиуретовым методом [15]. Опыты проводили в 3-х биологических и 3-х аналитических повторностях. Результаты статистически обработаны согласно рекомендациям [16].

Результаты и их обсуждение

Грибы рода *Fusarium* относятся к факультативным паразитам, обладающими ярко выраженными фитотоксическими свойствами. При росте на жидкой питательной среде патогенные микромицеты указанного рода выделяют токсические метаболиты (экзометаболиты) в культуральную жидкость, которую можно использовать в качестве фактора, имитирующего атаку патогена. Изучали влияние КФ условно патогенного штамма *F.solani* на активность цитоплазматических β -1,3-глюканазы и хитиназы клубней картофеля с разной устойчивостью к грибу. Как видно из полученных данных (рисунок 1), в контрольных, не обработанных КФ дисках картофеля

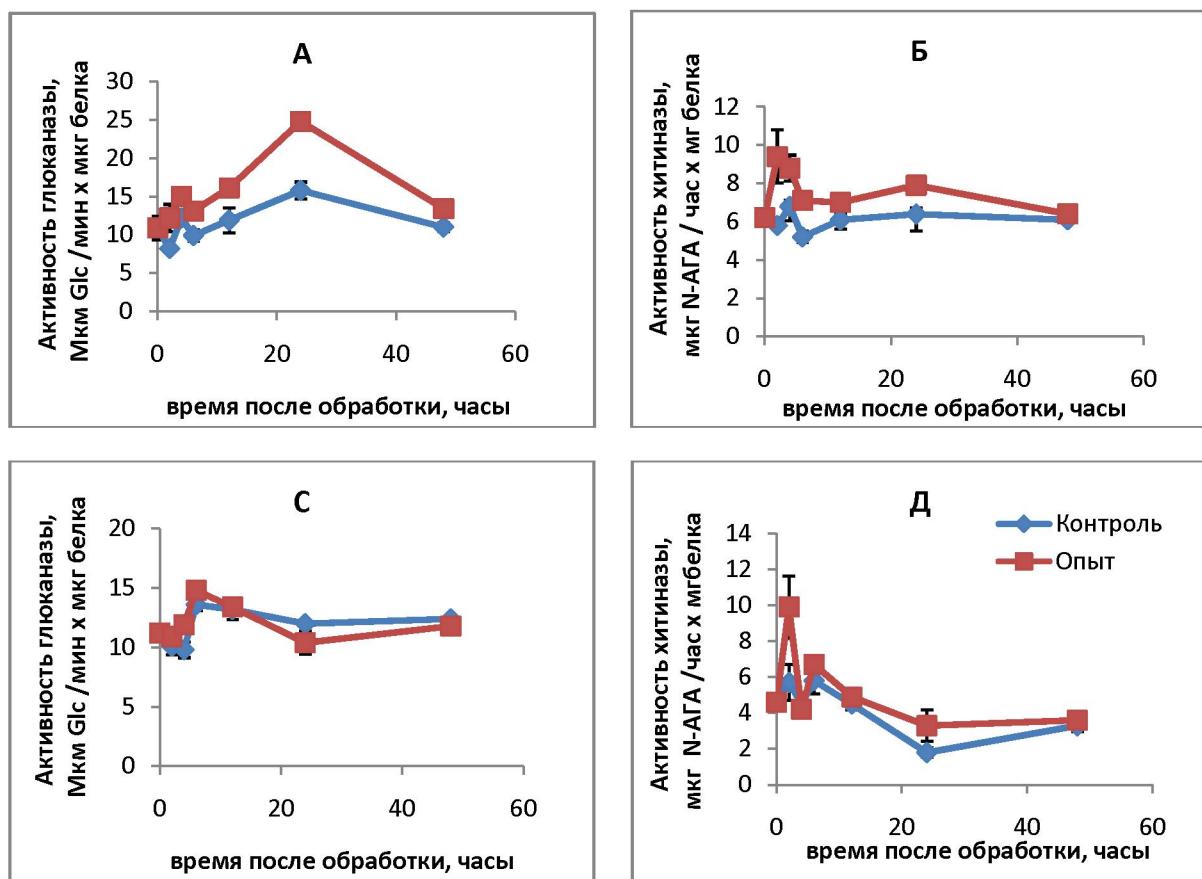


Рисунок 1 – Влияние КФ *F.solani*. на активность β -1,3-глюканазы (А, С) и хитиназы (Б, Д) клубней картофеля сорта Успконыр (относительно устойчивый, А, Б) и Тохтар (чувствительный, С, Д)

наблюдается ранняя (2-6 часов) неспецифическая обратимая индукция активности обоих ферментов (на 30-50%), связанная с реакцией гидролитических ферментов на многие виды стрессов (в данном случае на поражение). В здоровых растениях уровень синтеза этих ферментов может быть низким, при этом некоторые изоформы могут накапливаться конститутивно, что связано с их участием в процессах гомеостаза здоровых растений [17, 8]. Обработка дисков КФ индуцировала быстрый стрессовый ответ хитиназы, в большей степени у чувствительного сорта (на 55-65%), чем у устойчивого сорта (на 35-40%), и слабо влияла на активность глюканазы, индуцируя фермент на 15-20% в устойчивом сорте. На более поздней стадии защитного ответа, через 24 часа, у устойчивого сорта наблюдали синхронную индукцию активности β -1,3-глюканазы (на 65-70%) и хитиназы (на 30-35%), и отсутствие индукции ферментов на этой фазе у тканей клубня чувствительного сорта. Влияние КФ на гидролитические ферменты зависело от концентрации (рисунок 2). Обработка клубней пятикратной дозой КФ (5КФ) незначительно индуцировала быстрый стрессовый ответ клеток (через 6 часов) и достоверно не влияла на более поздний адаптационный ответ (через 24 часа). Десятикратная доза КФ (10КФ) значительно ингибировала активность гидролитических ферментов на обоих фазах защитного ответа, как в устойчивом, так и в чувствительном сортах (не приведенные данные).

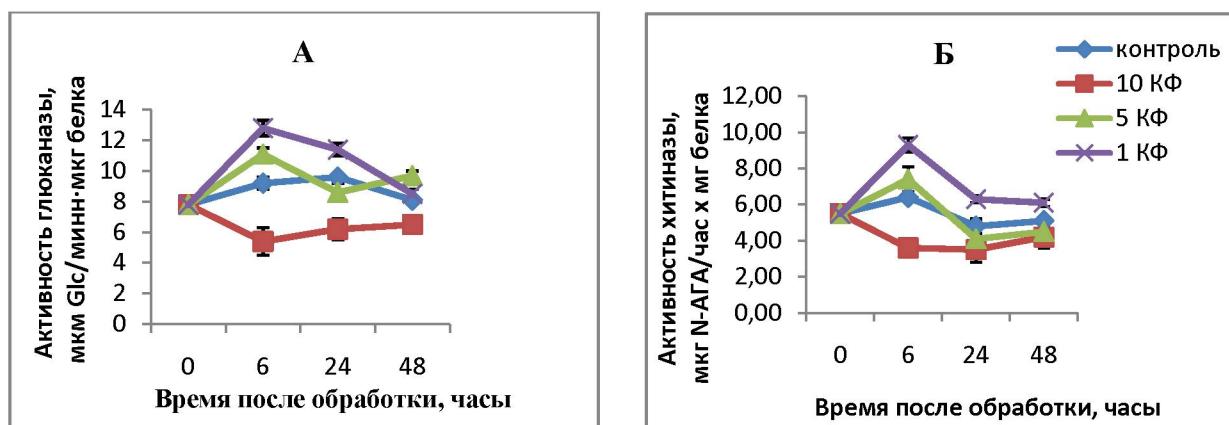


Рисунок 2 – Влияние различных концентраций КФ *F.solani* на активность цитоплазматических β -1,3-глюканаз (А) и хитиназ (Б) клубней картофеля сорта Тамаша

Понимание роли хитиназ и β -1,3-глюканаз в реакциях растений на заражение затруднено еще и по той причине, что в растениях эти ферменты характеризуются множественностью изоформ, которые отличаются тканевой и клеточной локализацией, различным участием в реакциях нормального и стрессового метаболизма. Влияние КФ на активность и изоферментный состав цитоплазматических β -1,3-глюканаз и хитиназ изучали в стерильных проростках картофеля. Реакция проростков на КФ, в отличие от клубней, имела другой характер. Метаболиты КФ, в той дозе, которая индуцировала активность цитоплазматических ферментов клубня, ингибировали активность ферментов проростков на всем протяжении эксперимента (рисунок 3). Анализ изоферментного состава не выявил различий в спектре хитиназ и β -1,3-глюканаз в контрольных и обработанных КФ проростках. В анализируемых проростках β -1,3-глюканаза представлена 9-11 изоформами, мажорными из которых являются сильно щелочные изоформы с рI 10-9,0, слабощелочная с рI 7,6 и нейтральная с рI 6,1. Группа кислых изоформ с рI 3,5-5,2 относится к минорным компонентам. Хитиназа представлена 8-9 изоформами. Обработка проростков КФ не влияла на состав конститутивных изоформ, но достоверно меняла их активность. В обработанных КФ проростках наблюдали уменьшение активности щелочных и нейтральной изоформ цитоплазматических β -1,3-глюканазы (рI 10,0-6,1) и хитиназы (рI 10,0-8,8) и возрастание активности кислой изоформы хитиназы с рI 3,5.

Полученные данные подтверждают активное участие β -1,3-глюканаз и хитиназ в защитном ответе *S.tuberosum* при заражении *F. solani* и демонстрируют зависимость ответа гидролитических ферментов от устойчивости растения-хозяина, тканевой локализации ферментов и патогенной нагрузки.

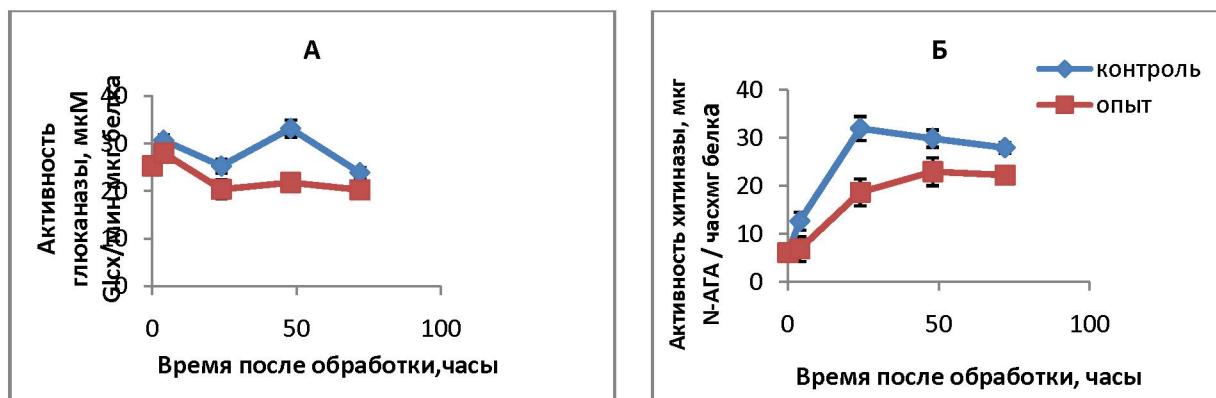


Рисунок 3 – Влияние различных концентраций КФ *F.solani*. на активность цитоплазматических β -1,3-глюканаз (А) и хитиназ (Б) стерильных проростков картофеля сорта Тамаша

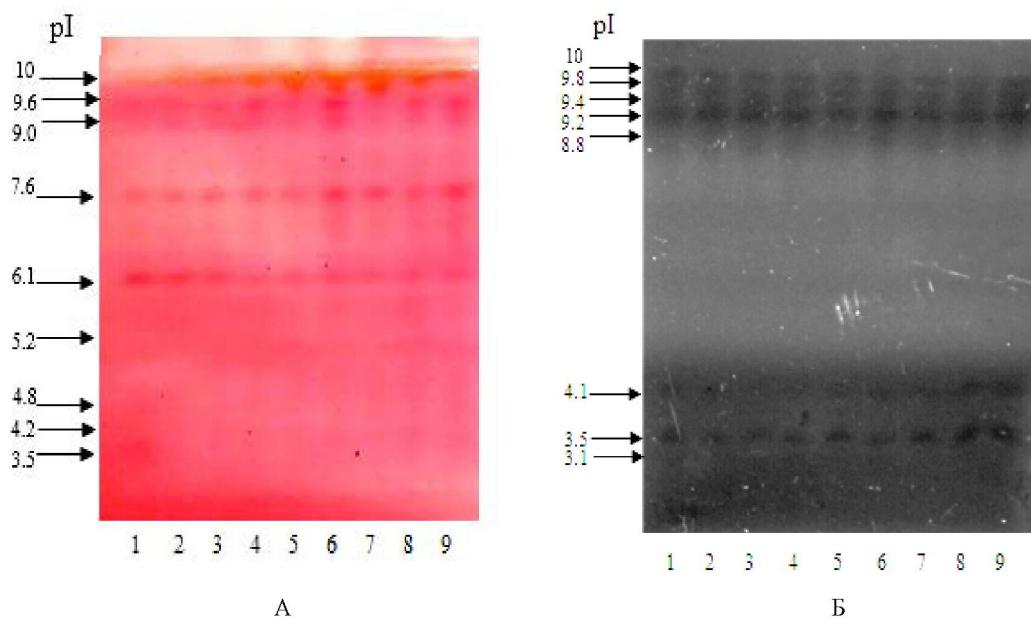


Рисунок 4 – Изоферментный состав цитоплазматических β -1,3-глюканаз (А) и хитиназ (Б) контрольных и обработанных КФ стерильных проростков картофеля сорта Тамаша.

Дорожки: 1 – 0 ч контроль; 2 – 4 ч контроль; 3 – 4 ч + КФ; 4 – 24 ч контроль;
5 – 24 ч + КФ; 6 – 48 ч контроль; 8 – 24 ч + КФ; 8 – 72 ч контроль; 9 – 72 ч + КФ

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Малиога А.А. Видовой состав и патогенность грибов рода *Fusarium*, вызывающих сухую гниль клубней картофеля в Западной Сибири // Микология и фитопатология. - 2003. - Т. 37. - Вып. 4. - С. 84-91.
- [2] Mauch F., Staehelin L.A. Functional implications of the subcellular localization of ethylene-induced chitinase and β -1,3-glucanase in bean leaves // Plant Cell. - 1989. - V. 1. - P. 447–457.
- [3] Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. Общая и молекулярная фитопатология. – М.: Общество фитопатологов, .2001. – 301 с.
- [4] Rahimi S., Wright D.J., Perry R.N. Identification and localization of chitinases induced in the roots of potato plants infected with the potato cyst nematode *Globodera pallida* // Fundam. Appl. Nematol. - 1998. – V. 21 (6). – P. 705 – 713.
- [5] Ashfaq A., Laith I. M., Lenman M., Levander F., Olsson K., Carlson-Nilson U., Zoteyeva N., Liljeroth E., Andreasson E. Paranoid potato phytophthora-resistant genotype shows constitutively activated defense // Plant Signaling and Behavior – 2012. – V. 7. - N. 3. – P. 400 –408.
- [6] Tonon C., Guevara G., Olivia C., Daleo G. Isolation of a potato acidic 39 kDa β -1,3-glucanase with antifungal activity against Phytophthora infestans and analysis of its expression in potato cultivars differing in their degrees of field resistance // Phytopathology. – 2002 – V. 150. – P.189 – 195.

- [7] Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений при стрессе. - М.: Наука, 2002. - 296 с.
- [8] Helleboid S., Chapman A., Hendricks T., Inze D., Vasseur J., Hilber, J-L. Cloning of β -1,3-glucanases expressed during *Cichorium* somatic embryogenesis.// *Plant Mol. Biol.* - 2000. - V. 42. - P. 377 – 386.
- [9] Anand A., Zhou T., Trick H.N., Bikram S.G., Bockus W.W., Muthukrishnan S. Greenhouse and field testing of transgenic wheat plants stably expressing genes for thaumatin-like protein, chitinase and glucanase against *Fusarium graminearum* // *J. Exp. Botany*. - 2003. - V. 54. - P. 1101 -1111.
- [10] Билай В.И. Фузарии. - Киев: Наукова думка, 1977. - 441 с.
- [11] Leubner-Metzger G., Meins F. Functions and regulation of plant β -1,3-glucanases (PR-2) // Review in: Pathogenesis-related protein in plants, Datta S.K., Muthucrishnan S. (eds), Boca Raton, Florida. – 1999. – P. 49 - 76.
- [12] Sharma N., Sharma K.P., Gaur R.K., Gupta V.K. Role of chitinase in plant defense // *Asian J. Biochem.* - 2011. - V.6. - P. 29 - 37.
- [13] Trudel J., Asselin A. Detection of chitinase activity after polyacrylamide gel electrophoresis // *Analytical Biochem.* - 1989. - V.178. - P.362-366.
- [14] Shen Q. Pan, Xiang S.Ye, Kuc J. A technique for detection of chitinase, β -1,3-glucanases, and protein patterns after a single separation using polyacrylamide gel electrophoresis or isoelectrofocusing // *Phytopathology*. – 1991. – V.9. No.9. - P.970-974.
- [15] Кочетов Г.А. Практическое руководство по энзимологии -М.: Высшая школа, 1971. - С. 309-310.
- [16] Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. - М., 1990. - 293с.
- [17] Buchner P., Rochat C., Wuilleme S., Boutin J-P. Characterization of a tissuespecific and developmentally regulated β -1,3-glucanase gene in pea (*Pisum sativum*) // *Plant Mol. Biol.* - 2002. - V. 49. – P. 171 –186.

REFERENCES

- [1] Maluga A.A. Species composition and pathogenic fungi of the genus *Fusarium*, causing dry rot of potatoes in Western Siberia, *Mikologiya i Fitopatologiya*, **2003**, 37(4), 84-91 (in Russ.).
- [2] Mauch F., Staehelin L.A. Functional implications of the subcellular localization of ethylene-induced chitinase and β -1,3-glucanase in bean leaves, *Plant Cell.*, 1989, 1, P. 447–457. (in Eng.).
- [3] Dyakov Yu.T., Ozeretskaya O.L., Dzhavahiya V.G., Bagirova S.F. General and molecular phytopathology. M.: Obschestvo fitopatologov, **2001**. 301 p. (in Russ.).
- [4] Rahimi S., Wright D.J., Perry R.N. Identification and localization of chitinases induced in the roots of potato plants infected with the potato cyst nematode *Globodera pallida*. *Fundam. Appl. Nemacol.*, **1998**, 21 (6), 705 – 713 (in Eng.).
- [5] Ashfaq A., Laith I. M., Lenman M., Levander F., Olsson K., Carlson-Nilson U., Zoteyeva N., Liljeroth E., Andreasson E. Paranoid potato phytophthora-resistant genotype shows constitutively activated defense, *Plant Signaling and Behavior*; **2012**, 7 (3), 400 –408 (in Eng.).
- [6] Tonon C., Guevara G., Olivia C., Daleo G. Isolation of a potato acidic 39 kDa β -1,3-glucanase with antifungal activity against Phytophthora infestans and analysis of its expression in potato cultivars differing in their degrees of field resistance, *Phytopathology*, **2002**, 150, P.189 – 195(in Eng.).
- [7] Tarchevskiy I.A. Plant cell signaling systems, M.: Nauka, **2002**. 296 p. (in Russ.).
- [8] Helleboid S., Chapman A., Hendricks T., Inze D., Vasseur J., Hilber, J-L. Cloning of β -1,3-glucanases expressed during *Cichorium* somatic embryogenesis, *Plant Mol. Biol.*, **2000**, 42, 377 – 386 (in Eng.).
- [9] Anand A., Zhou T., Trick H.N., Bikram S.G., Bockus W.W., Muthukrishnan S. Greenhouse and field testing of transgenic wheat plants stably expressing genes for thaumatin-like protein, chitinase and glucanase against *Fusarium graminearum*, *J. Exp. Botany*, **2003**, 54, 1101 -1111 (in Eng.).
- [10] Bilay V.I. Fusarium. Kiev: Naukova dumka, **1977**. 441 p. (in Russ.).
- [11] Leubner-Metzger G., Meins F. Functions and regulation of plant β -1,3-glucanases (PR-2). Review in: *Pathogenesis-related protein in plants*, **1999**, 49 – 76 (in Eng.).
- [12] Sharma N., Sharma K.P., Gaur R.K., Gupta V.K. Role of chitinase in plant defense, *Asian J. Biochem.*, **2011**, 6, 29 – 37 (in Eng.).
- [13] Trudel J., Asselin A. Detection of chitinase activity after polyacrylamide gel electrophoresis, *Analytical Biochem.*, **1989**, 178, 362-366 (in Eng.).
- [14] Shen Q. Pan, Xiang S.Ye, Kuc J. A technique for detection of chitinase, β -1,3-glucanases, and protein patterns after a single separation using polyacrylamide gel electrophoresis or isoelectrofocusing, *Phytopathology*, **1991**, 9 (9), 970-974 (in Eng.).
- [15] Kochetov G.A. Practical Guide Enzymology. M.: Vysshaya shkola, **1971**, 309-310 p. (in Russ.).
- [16] Zaytsev G.N. Mathematic in experimental botany. M., **1990**. 293 p. (in Russ.).
- [17] Buchner P., Rochat C., Wuilleme S., Boutin J-P. Characterization of a tissuespecific and developmentally regulated β -1,3-glucanase gene in pea (*Pisum sativum*), *Plant Mol. Biol.*, **2002**, 49, 171 –186 (in Eng.).

***Fusarium solani*-МЕН ЗАҚЫМДАНУ БАРЫСЫНДА КАРТОП β -1,3-ГЛЮКАНАЗАСЫ МЕН
ХИТИНАЗАСЫНЫң ҚОРҒАНЫС ЖАУАБЫНА ҚАТЫСУЫ**

**А. Қ. Тұрсынова, О. А. Сапко, О. В. Чебоненко, Ю. М. Дә,
А. Ж. Әмірқұлова, А. О. Абайлдаев, А. Ш. Отарбаева**

ҚР БФМ FK «М. Ә. Айтқожин атындағы молекулалық биология және биохимия институты»,
Алматы, Қазақстан

Тірек сөздер: Solanum tuberosum, Fusarium solani, хитиназа, β -1,3 глюканаза.

Аннотация. Санырауқұлак патогеніне әртүрлі төзімділік көрсететін картоп түйнектері мен стерильді өсінділерінің цитоплазматикалық β -1,3-глюканазалар мен хитиназа формаларының белсенделілігі мен көп пішінділігіне *Fusarium solani* культуралды фильтратының (КФ) әсері зерттелді. Санырауқұлактың экстрацеллюларлық метаболиттері гидролитикалық ферменттер белсенделілігіне өсімдік – қожайын төзімділігіне, метаболит концентрациясына және ферменттердің ұлпалық окшаулануына байланысты әсер ететіндігі анықталды. КФ аз мөлшері картоп түйнектерінің төзімді сортында екі ферменттің белсенделілігін (35-70%-ға) үйлесімді индукциялады, және сезімтал сортының хитиназа белсенделілігін (55-60%-ға) арттыруды. Стерильді өсінділерде КФ ферменттердің белсенделілігін тежеді. КФ жоғары мөлшері картоп түйнектері мен стерильді өсінділерінің төзімді және сезімтал сортарында екі ферменттің де белсенделілігін тежеді. КФ метаболиттері ферменттердің алғашқы изоформалар құрамына әсер етпеді, бірақ белсенделілігін өзгертті. КФ өндөлген өсінділерде β -1,3-глюканаза (pI 10,0-6,1) және хитиназа (pI 10,0-8,8) негіздік және бейтарап изоформаларының белсенделілігі азайды, ал хитиназаның қышқыл изоформасының pI 3,5 белсенделілігі артты.

Поступила 02.02.2016 г.