

УДК 581.1

## УЧАСТИЕ ЛЕКТИНОВ В ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССАХ РАСТЕНИЙ

Д.М. СЫТНИКОВ, С.Я. КОЦЬ

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины  
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17*

В литературном обзоре представлены данные о распространении, изученных и предполагаемых функциях лектинов растений. Рассмотрено участие фитолектинов в межклеточном распознавании, взаимодействии растений с микроорганизмами, формировании ответа на различные биотические и абиотические стрессоры, а также роль этих белков в процессах, связанных с дифференциацией, ростом и развитием растительного организма, интеграцией его функций. Особое внимание уделено значению лектинов в таких ключевых физиологических процессах, как фотосинтез и симбиотическая азотфиксация.

*Ключевые слова:* лектины растений, физиологические процессы.

Несмотря на всевозрастающий интерес к лектинам животных организмов в связи с открытием важных физиологических функций этих белков, растительные лектины остаются значимым объектом исследований, а сами растения — основным источником их получения. Лектины — самостоятельная группа белков, которые впервые были обнаружены благодаря их способности обратимо и избирательно связывать углеводы и углеводные лиганды биополимеров. Большинство гипотез о функциях лектинов основано на наличии в их составе углеводсвязывающих доменов, однако окончательное решение вопроса о функциональном значении этих белков для жизнедеятельности растений до сих пор остается дискуссионным.

Белки, обладающие лектиновой активностью, содержатся в различных органах растения, включая стебель, листья, корни, клубни, луковицы, корневища [6, 72, 84], а также корневые клубеньки [41, 49, 87] и генеративные органы [14, 30, 55]. Их количество и локализация могут изменяться в широких пределах, а активность зависит от биотических и абиотических воздействий внешней среды [53, 71, 72, 76]. Описаны следующие общие закономерности изменения активности лектинов в годовом цикле развития растений [6]. В семенах их активность повышается по мере созревания. Кора кустарников и древесных видов не обладает постоянным уровнем активности лектинов: он возрастает при весеннем пробуждении и достигает максимума при распускании почек, листьев или формировании соцветий. В листьях активность лектинов повышается с началом их полноценного функционирования и снижается к концу жизнедеятельности. У некоторых растений в различные периоды вегетации экстракты из одного и того же органа проявляют разную углеводную специфичность.

Предполагалось, что функции и смысл разнообразия лектинов можно уяснить, изучив их локализацию и содержание в различных органах на последовательных этапах развития растения [53]. Установлена вариабельность уровня лектиновой активности в органах фасоли (*Phaseolus* L.), картофеля (*Solanum* L.), яблони (*Malus* Mill.) и растений многих других родов в онтогенезе в зависимости от фазы развития [7, 29, 61, 62, 91, 108], что связывают с функциональной активностью гемагглютинирующих белков. Лектиновая активность различных органов растений может значительно отличаться. Например, у жарновца метельчатого (*Sarothamnus scoparius* (L.) Koch) можно наблюдать соотношение активностей экстрактов из коры, семян, листьев и цветков соответственно 512 : 64 : 1 : 1. Аналогичные соотношения обнаружены и у других растений, например у отдельных видов караганы (*Caragana* Lam.), робинии (*Robinia* L.), ракитника (*Cytisus* L.) [6].

Для лектинов характерно явление множественности молекулярных форм, т.е. наличие изолектинов в одном организме, что тесно связано с четвертичной структурой белка. Отдельным видом множественности форм лектинов является наличие в одном растении нескольких лектинов с различной углеводной (иммунохимической) специфичностью, которые кодируются разными, но родственными генами, в частности у бобовых (*Phaseolus vulgaris* L., *Vicia cracca* L., *Griffonia simplicifolia* (Vahl. ex DC.) Baill.) [6, 44, 53, 98]. Семена бесклубеньковой сои изолинии сорта Ли (*Glycine max* (L.) Merr.), например, по количественному соотношению белков с высокой молекулярной массой существенно отличаются от семян обычной сои (*G. max* (L.) Merr.) и содержат две гемагглютинирующие фракции с различной углеводной специфичностью [56]. В то же время показано, что агглютинирующие белки из семян и корней проростков люпина (*Lupinus luteus* L.) по иммунохимической специфичности, молекулярной массе и субъединичному составу различаются между собой незначительно и близки к лектину семян сои [50]. Известно, что лектины бобовых растений, принадлежащих к разным систематическим группам, могут иметь сходство по физико-химическим свойствам, отличаясь при этом по углеводсвязывающей специфичности [116]. Методом хроматографии и изоэлектрического фокусирования изолектинов семян и других органов гороха (*Pisum sativum* L.) показано, что эти белки, отличаясь по составу, могут обладать одинаковой углеводной специфичностью [95].

У некоторых видов диоскорейных (*Dioscorea* L.), например, с помощью иммуноблота определены наличие лектинов, связывающих маннозу (DB1) или мальтозу (DB3), и тканевая специфичность их распределения. Так, в проростках *D. bulbifera* содержался DB1, в клубнях *D. batatas*, *D. japonica* и *D. alata* — DB3, а в листьях и стеблях лектины этих типов отсутствовали [99].

Биологический смысл разного рода изменений динамики активности лектинов и их отличий по углеводной специфичности как у отдельных видов, так и на примере растений из разных систематических групп не до конца изучен. В то же время очевидно, что эти явления имеют определенное физиологическое значение в жизнедеятельности растительных организмов.

Что касается классификации лектинов растений, единого мнения до сих пор не существует. В 1957 г. Мекеле предложил одну из первых классификаций, основанную на их углеводной специфичности [106]. Ав-

тор систематизировал данные о сродстве лектинов к углеводам и сформулировал закономерности их взаимодействия в зависимости от структуры последних. Поскольку, по мнению других авторов [34], такой подход носил формальный характер, были предложены смешанные классификации [6, 34, 84], созданные для удобства пользования; в их основу положены следующие принципы:

- соотношение белка и углеводов в молекуле лектина (не содержащие углеводов, гликопротеины — с массовой долей углеводов до 15 %, протеогликаны — свыше 50—60 % углеводов);
- валентность и число субъединиц;
- домены (функциональные и структурные);
- специфичность (к кислым и нейтральным сахарам, топохимическая рекогниция углеводов и т.д.);
- происхождение (внутриклеточные и внеклеточные; связанные и несвязанные с мембранами клеток; из клеток, тканей и органов; из микроорганизмов, растений, животных и т.д.);
- функциональная активность (простые, митогенные, токсические, мембранные лектины; лектины-ферменты; проформы);
- биологическая активность (гемагглютинины, лейкоагглютинины, митогены, бластотрансформаторы и т.д.);
- антигенная специфичность в отношении эритроцитов, лимфоцитов и других биологических объектов.

Кроме того, по структурным особенностям лектины растений предложено делить на четыре класса: лектины бобовых, лектины с хитинсвязывающим доменом; белки RIPs, инактивирующие рибосомы; маннозо-специфичные лектины однодольных [121].

Известные и предполагаемые роли растительных лектинов условно можно разделить на функции, связанные с межклеточными взаимоотношениями (совместимость при оплодотворении, взаимодействие растений с симбиотическими и патогенными микроорганизмами, привлечение свободноживущих азотфиксаторов), и различные эндогенные функции (участие в организации белок-углеводных, белок-белковых и ферментных комплексов; участие в организации внутриклеточного матрикса; внутри- и межклеточная передача сигнала, регуляция деления, растяжения и дифференцировки клеток; стимуляция прорастания и регуляторная роль в эмбриогенезе семян; защитная и транспортная функции) [34, 39, 53, 80, 84], а также некоторые другие. При этом реализация отдельных функций лектинов растений может носить как специфический, так и неспецифический характер [71, 82].

За истекший XX в. представления о распространении лектинов, их строении, роли в жизнедеятельности организмов и об аспектах практического применения этих белков значительно расширились. Мощным стимулом в развитии науки лектинологии послужили работы Бюргера, вскрывшие важную роль лектиновых рецепторов в механизмах межклеточного распознавания [88]. Благодаря наличию в молекулах лектинов специфических центров связывания они способны взаимодействовать как со свободными моно- и олигосахаридами, так и с остатками углеводов в составе полисахаридов, гликопротеидов и гликолипидов, взаимодействуя таким образом с клетками про- и эукариотов [36, 44, 63, 84]. Эти белки обладают широким спектром биологической активности в отношении организмов от вирусов до человека, вовлечены в различные процессы у всех форм живой материи [6, 34, 63, 92, 112].

С помощью реакции гемагглютинации лектиновая активность была обнаружена в экстрактах пыльцы различных видов из 30 отрядов семенных растений, включая представителей голосеменных, двудольных и однодольных [90]. Предполагается, что лектины регулируют опыление растений, участвуя в реакциях узнавания между молекулами биополимеров, локализованных на клеточной поверхности в системе пыльца—пестик [30, 53], а также задействованы в построении мембран и стенок пыльцевой трубки [14]. В настоящее время активно исследуются регуляторные механизмы зацветания, дифференциации цветков и еще не идентифицированные полностью механизмы узнавания в системе пыльца—пестик, обеспечивающие распознавание пыльцевых зерен на поверхности рыльца и последующий рост совместимых (или отторжение несовместимых) пыльцевых трубок [54, 55].

Показано, что конканавалин А (КонА) влияет на мембранный потенциал и внутриклеточный рН в процессе активации пыльцевого зерна табака (*Nicotiana L.*) *in vitro* [54]. Выделены и охарактеризованы лектины, легко диффундирующие из оболочки пыльцевого зерна табака в окружающую среду и способные стимулировать его прорастание *in vitro*. Стимулирующий эффект этих белков обусловлен специфическим взаимодействием с углеводными детерминантами, поскольку конкурентный сахар  $\alpha$ -D-метилманнопиранозид (ММП) полностью подавлял влияние лектинов на прорастание. Наряду с этим в числе белков-диффузатов обнаружены гликопротеины с Глю/Ман углеводными детерминантами. Их способность к гемагглютинации не изменялась в присутствии ММП, поэтому авторы допустили содержание в оболочке пыльцевого зерна различных по углеводной специфичности лектинов [55].

Кроме того, установлено, что лектин пестиков кукурузы (*Zea L.*) — конмаидин при нанесении на цветки груши (*Pyrus L.*) повышает степень завязывания плодов как в отсутствие опыления, так и при самоопылении. В большинстве случаев у груши под воздействием конмаидина образуются партенокарпические плоды, т.е. плоды, не содержащие семян [66].

Лектины рассматривают как компонент молекулярно-химического взаимодействия, лежащего в основе формирования симбиотических структур [36, 37, 79]. Начиная с 1980-х годов исследованиями ряда авторов установлено, что кооперирование партнеров на ранних этапах симбиоза происходит с участием лектинов растений и поверхностно локализованных полисахаридов микроорганизмов [94, 96, 103, 122]. Лектины принимают участие в адсорбции клубеньковых бактерий на корнях растений [47, 104]. Наряду с флавоноидами и другими веществами эти белки включаются в систему распознавания партнерами симбиоза друг друга [98, 100, 101, 107, 111]. По результатам многолетних исследований проблемы взаимодействия бобовых растений и клубеньковых бактерий при формировании бобово-ризобияльного симбиоза, а также функциональных особенностей гемагглютинирующих белков бобовых можно заключить, что лектины принимают активное участие в ряде физиологических процессов, сопровождающих симбиотические взаимоотношения макро- и микросимбионтов [36, 39].

Полноценное становление и функционирование бобово-ризобияльного симбиоза в решающей степени зависит от ряда абиотических, биотических и антропогенных факторов. Результаты исследования влияния и установление степени значимости различных факторов для эффективности симбиоза дали возможность определить условия и разработать

приемы оптимизации функционирования симбиотических систем. В частности установлено, что на эффективность симбиотической азотфиксирующей системы влияют тип почвы, температурный режим, аэрация, уровень pH, влажность субстрата, наличие пестицидов, содержание связанных форм азота, а также других макро- и микроэлементов. Немаловажную роль играют вирулентность, активность и специфичность клубеньковых бактерий [36, 60, 93]. Фитолектины рассматриваются в качестве одного из важных факторов эффективного симбиоза, который предложено учитывать при разработке и внедрении новых подходов к управлению продукционным процессом у бобовых растений [39]. При этом вопрос о роли лектинов растений в ходе функционирования их симбиотического аппарата остается не до конца исследованным [38, 39].

В процессы взаимодействия с азотфиксирующими бактериями вовлекаются лектины не только бобовых, но и других растений, среди которых наиболее изучены представители семейства злаковых. В частности, агглютинин зародышей пшеницы (АЗП) взаимодействует со свободноживущими азотфиксаторами родов *Azotobacter*, *Spirillum* и *Azospirillum* [18, 80]. Для *Azospirillum brasilense*, например, АЗП служит сигналом, изменяющим метаболизм бактерии в направлении, благоприятном для роста и развития растения-хозяина [5, 8]. При этом уровень АЗП в растении зависит от ряда условий и является одним из факторов, ответственных за вариабельность результатов инокуляции пшеницы (*Triticum aestivum* L.) свободноживущими азотфиксаторами [4]. Следует отметить, что взаимодействие растительных лектинов с азотфиксирующими почвенными микроорганизмами происходит с разной степенью специфичности. Так, сравнение степени взаимодействия лектинов гороха (*P. sativum* L.) и сои (*G. max* (L.) Merr.) с клеточными суспензиями клубеньковых бактерий (*Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae*, *R. leguminosarum* bv. *phaseoli*, *Sinorhizobium meliloti*, *Bradyrhizobium* sp. (*Lupinus*), *B. japonicum*), а также ризосферных diaзотрофов (*Azotobacter chroococcum*, *Agrobacterium radiobacter*, *A. brasilense*) показало, что степень связывания лектином бобового растения клеток ризосферных diaзотрофов находилась на уровне взаимодействия с неспецифическими для данного растения клетками ризобий [22].

Аккумуляция и закрепление бактерий на поверхности корневых волосков опосредуется не только растительными лектинами. Для прикрепления клеток ризобий к корням важны и расположенные на их поверхности агглютинины [36, 63]. Показано также участие лектинов клеточной поверхности азоспирилл в их специфической адгезии на корнях пшеницы (*T. aestivum* L.) [58].

Фитолектинам отводят важную роль и в осуществлении симбиотических взаимодействий растений с микоризными микроорганизмами. При изучении трансгенных растений гороха (*P. sativum* L.) получены данные, поддерживающие гипотезу лектинового распознавания. При этом описаны два типа лектинов: лектинапиразы и киназы лектиновых рецепторов, которые могут участвовать в формировании симбиоза растений и микоризных микроорганизмов [109]. Азотфиксирующие бактерии и микоризные грибы — наиболее широко распространенные и экологически значимые фитосимбионты. Ассоциативные и симбиотические системы бактерии—растения и грибы—растения как альтернатива химическим удобрениям очень интересны для сельского и лесного хозяйства в решении ряда вопросов охраны окружающей среды [60, 113].

В литературе обобщены данные о вероятном участии в межклеточном распознавании растениями фитопатогенов и вовлечении в формирование защитных реакций растений свободных растворимых лектинов, локализованных в цитоплазматических компартментах клетки и вакуолях, а также лектинов, связанных с цитоплазматическими мембранами и клеточной плазмалеммой [80, 82].

Предполагают, что наряду с бобово-ризобийным симбиозом фитолектины задействованы и в сигнальной системе защитных реакций растения. Известно, что среди прочих веществ олигосахариды могут играть роль сигнальных молекул, участвуя во взаимодействиях растений с окружающей средой. На первых этапах защитного ответа растения выделяют низкомолекулярные флавоноиды, называемые фитоалексинами, которые выполняют функции антимикробных веществ. Синтез фитоалексина индуцируется элиситорами, многие из них являются олигосахаридами и образуются при разрушении компонентов клеточной стенки растений или патогена [98]. Рецепторами для таких олигосахаридных сигналов, как и при симбиотических взаимодействиях, очевидно, служат растительные лектины [35, 98]. Индукция фитоалексина (пизатина) у гороха под воздействием различных растительных лектинов свидетельствует также о возможности выполнения этими белками функции элиситоров [119].

При исследовании динамики накопления и активности фитогемагглютина (ФГА) на ранних этапах прорастания семян белой спаржевой фасоли (*Ph. vulgaris* L.) обнаружено резкое снижение активности ФГА в зародышевых осях и в семядолях, вероятно, в результате его выделения в окружающую среду. По мнению Ковальчук [31], одним из механизмов защиты прорастающего семени от патогенов является выделение им лектинов, способных тормозить рост бактерий вследствие связывания с компонентами клеточных стенок.

Лектины способствуют формированию устойчивости растения к заражению микроорганизмами аналогично иммунной системе иммунокомпетентных организмов. Они фиксируют фитопатогены, а инфекционный процесс начинает развиваться в случае нарушения этой «линии защиты» [10]. В то же время изучение лектиновой активности проростков озимой пшеницы (*T. aestivum* L.) при инфицировании микоплазмами показало, что ее изменение может быть неспецифическим ответом растения на действие патогена [76].

Растительные лектины способны инактивировать вирусы различных таксономических групп, связывая углеводные остатки их оболочек. Антивирусной активностью обладают многие известные лектины. Механизм антивирусного действия лектинов растений рода каланхоэ (*Kalanchoe* Adans) состоит в непосредственном склеивании вирусных частиц, изменении их морфологии и торможении адсорбции вирусов на поверхности клеток [16]. Показано, что уровень гемагглютинирующей активности при системной устойчивости растений картофеля (*Solanum tuberosum* L.), индуцированной арахидоновой кислотой, практически не зависит от природы вирусного патогена, развивающегося в иммунизированном растении. Высказаны предположения о связи между активированием механизма антивирусной защиты растений и изменением активности фитогемагглютининов [64], а также о том, что агглютинирующие белки клубней картофеля принимают участие в формировании механизмов их устойчивости к вирусам и вредителям [45, 62].

Лектины растений обладают фунгитоксической активностью по отношению к определенным видам фитопатогенных грибов. В частности установлено, что АЗП, КонА, лектины сои и гороха в разной степени угнетали рост грибов *Fusarium* и бактерий *Erwinia*, но не влияли на рост *Alternaria* sp. Доказано, что АЗП оказывает токсическое действие на прорастание спор *Phytophthora infestans* и *Pseudoperonospora cubensis*, но не обладает фунгитоксической активностью по отношению к *Alternaria* sp. и может стимулировать рост бактерий *Erwinia*. При этом эффект фунгитоксического действия лектинов определяется их концентрацией [28].

Многие растения содержат лектины, имеющие сродство к N-ацетил-D-глюкозамину и олигомерам хитина, поэтому они могут взаимодействовать с грибами и насекомыми, содержащими хитин. В борьбе против болезней, вызванных грибами, хитинсвязывающие лектины тесно взаимодействуют с хитиназами [80, 121]. Кроме того, в защите растений от хитинсодержащих фитопатогенов предполагается и кооперативное участие хитинспецифичных ферментов — анионной пероксидазы и оксалатоксидазы [46].

В основном лектины вегетативных тканей растения кодируются разными генами, однако большинство описанных генов лектинов вегетативных тканей в значительной степени родственны генам лектинов семян [98]. Выдвигались различные предположения о функциях, выполняемых лектинами в семенах растений [53]. Считается, что в семенах, клубнях, луковичах и корневищах они могут быть запасными белками и выполнять защитные функции [6, 53, 98]. Высокая концентрация лектинов в семенах и коре может быть токсичной для животных. Кроме того, среди растений широко распространены белки, составляющие группу так называемых рибосоминактивирующих белков (RIPs), многие из которых являются агглютининами. Их функции до конца не выяснены, однако отдельные из них как высокотоксичные белки (рицин, абрин, модецин и др.), очевидно, участвуют в защите растения от других организмов [53, 121]. В то же время способности этих белков защищать растения от поедания и связывать углеводы не обязательно взаимосвязаны: защитная роль лектинов может быть второстепенной функцией, обусловленной высокой их концентрацией [98, 115].

Функции лектинов не ограничиваются участием в межклеточных взаимодействиях и защите растений от биотических стрессоров. В последние годы появились данные об участии лектинов в реакциях растений на неблагоприятные условия внешней среды, показано изменение лектиновой активности при различных абиотических стрессах. При этом изучение свойств и распределения лектинов в мембранных структурах растительной клетки может способствовать выяснению их физиологической роли.

Лектины обнаружены во фракции клеточных стенок корнеплода сахарной свеклы (*Beta* L.) [2], субклеточных фракциях проростков кукурузы [43], являются компонентами мембран и межмембранного пространства органелл. Лектины могут находиться в растворимой фракции или быть связанными с субклеточными структурами, среди которых ими наиболее обогащены фракции клеточных стенок и плазматических мембран [43]. В связи с этим высказаны предположения об участии мембранных и матриксных лектинов в регуляции функциональной активности митохондрий, а также о возможной роли лектинов субмитохондриальных компартментов в организации структуры и работе органелл. Дока-

зано, например, что мембранные лектины в отличие от растворимых являются обязательными компонентами митохондрий [9, 12].

Содержание лектинов в плазматической мембране и мембранах органелл дает основание предположить, что они могут играть существенную роль в рецепторной и транспортной функциях мембран, принимая участие в реакции клетки на различные воздействия. Например, выступая в качестве положительных или отрицательных «эффекторов» мембранных процессов, лектиноподобные компоненты внешних мембран органелл могут регулировать их функциональную активность в период холодной адаптации озимой пшеницы [33]. Появление и (или) модификация лектинов клеточных стенок под влиянием низких температур приводит к изменению трансмембранных взаимодействий в системе клеточная стенка — плазмалемма — цитоскелет. В результате повышается динамическая нестабильность микротрубочек и микрофиламентов, что запускает каскад реакций, обеспечивающих скоординированное функционирование защитно-приспособительных систем в клетках и формирование морозоустойчивости [13]. В литературе имеются также данные о повышении накопления лектинов в условиях гипертермии [81], осмотического шока и засухи [89].

Экзогенное внесение лектина сои в суспензию клубеньковых бактерий люцерны (*Sinorhizobium meliloti*) перед инокуляцией способно смягчить или полностью снять отрицательное влияние засухи на процесс образования клубеньков и их азотфиксирующую активность у растений люцерны (*Medicago sativa* L.) [57]. Установлено, что УФ-облучение проростков пшеницы приводит к повышению их лектиновой активности. При этом экзогенная обработка семян АЗП оказывает протекторный эффект в отношении растений на раннем этапе онтогенеза. Предполагают, что составляющими биохимического механизма протекторного действия лектина является индукция молекулярных компонентов системы защиты растения, которая включает активацию эндогенного лектина и синтез флавоноидов [27]. Экзогенная обработка семян лектином приводит также к активации и других биохимических звеньев защитной системы растения, в частности повышает активность антиоксидантных ферментов — пероксидазы и каталазы [42]. Получены доводы в пользу защитного действия экзогенного АЗП на проростки пшеницы при засолении среды, что проявляется в предотвращении торможения митотической активности клеток апикальной меристемы корней проростков [80]. Выявлено, что обработка проростков пшеницы АЗП устраняет вызванное засолением торможение ростовых процессов клеток корней и способствует ускорению восстановления их роста после воздействия стрессора. Основой обнаруженного защитного влияния АЗП на рост клеток корней, вероятно, является изменение баланса фитогормонов [19].

Предполагают, что наличие центров гидрофобного связывания — характерная особенность структуры растительных лектинов, указывающая на существование у них самостоятельных сайтов, ответственных за гидрофобное взаимодействие с молекулами неуглеводной природы, в том числе фитогормонами, вследствие чего они могут активно включаться в систему гормональной регуляции процессов роста и развития растений [80, 98]. Очевидно, что способность некоторых лектинов избирательно связываться с гидрофобными молекулами (триптофан, ИУК), не содержащими углеводных структур, может определять их биологическую роль [53, 80]. В почках плодовых деревьев, например, одной из возмож-



ных функций лектинов является рецепция фитогормонов [61]. Показано, что большинство лектинов семян бобовых содержит сайты с высокой и низкой гидрофобностью. Сайты с высокой гидрофобностью связываются с аденином и его производными. Аденинсвязывающий сайт имеет низкое сродство к адениновым кофакторам, нуклеотидам и нуклеозидам, однако хорошо связывает активные формы цитокининов, производных аденина [98]. Считают, что высокая аффинность взаимодействия между некоторыми лектинами и аденинами, а также их производными — гормонами растений связана с четвертичной структурой белка [105].

Исследованием гормональной регуляции содержания лектина при созревании и прорастании семян фасоли установлено, что фитогормоны (АБК и ИУК) участвуют в регуляции синтеза лектинов, физиологическую роль которых связывают с биохимическими процессами во время формирования семян, переходом последних в состояние покоя и выходом из него [32]. Шакирова и соавт. [1, 78] исследовали экзогенное влияние фитогормонов на содержание лектина в проростках пшеницы и показали, что АБК, ИУК, БАП, ГК и эпибрассинолид (ЭБ) приводили к повышению концентрации лектина. При этом ИУК и БАП вызывали увеличение содержания АБК, а ГК и ЭБ не оказывали такого влияния. Полученные результаты дают основание предположить участие фитогормонов в регуляции синтеза лектинов в растениях. Авторы также пришли к выводу о возможности существования различных путей гормональной регуляции количественного содержания этих белков.

При изучении влияния на рост и развитие проростков сои (*G. max* (L.) Merr.), гороха (*P. sativum* L.) и пшеницы (*T. aestivum* L.) галактозо-специфичного лектина сои и маннозо-/глюкозоспецифичного лектина гороха наблюдаемый в большинстве случаев стимулирующий эффект авторы связывали с митогенными свойствами данных белков [25]. Поскольку к числу основных мест синтеза и локализации лектинов в вегетирующих растениях, например бобовых и злаковых, относятся активно растущие ткани, выдвинуто предположение о выполнении лектинами важной роли в процессах деления, растяжения и дифференциации клеток [53, 80, 84], в связи с чем они могут принимать участие в морфофизиологических процессах растений [83]. Исследовано влияние лектина свободноживущих азотфиксаторов — азоспирилл (*A. brasilense* Sp7) на прорастание семян гороха, пшеницы, а также томатов (*Lycopersicon* Mill.), огурцов (*Cucumis* L.) и лука (*Allium* L.). Обнаружено ингибирующее действие этого белка на прорастание семян. Однако при изучении влияния различных концентраций лектинов четырех штаммов азоспирилл на скорость прорастания семян пшеницы выявлен как ингибирующий, так и стимулирующий эффект. На гистологических срезах клеток конуса нарастания корней лука продемонстрировано изменение митотического состояния растительных клеток под действием этого белка [59].

Выделена отдельная группа эндогенных лектинов, принимающих участие в ряде процессов, связанных с регуляцией развития растений. Например, специфически синтезируемые во флоэме хитинспецифичные лектины, способные формировать белок-белковые и РНК-белковые комплексы, являются общими для сосудистых растений белками. Благодаря структурным и биологическим особенностям, в частности способности транслоцироваться по сосудам, таким белкам (PP2-подобные лектины флоэмы) отведена определенная роль в развитии и функционировании флоэмы, в регуляции межклеточных взаимоотношений, в процессах роста, развития и защиты растений [34, 35, 53, 80].

Растворимые и мембраносвязанные лектины обнаружены в перидерме, флоэме, ксилеме и ее клеточных стенках, сердцевинной паренхиме, а также в мембранах суммарной фракции органелл стебля винограда (*Vitis vinifera* L.). Предполагают, что адгезивные свойства лектинов, находящихся на поверхности клеток всех тканей, реализуются на стадии неспецифической когезии. Лектины рассматривают в качестве белков, участвующих в инициации процессов распознавания при взаимодействии трансплантатов высших растений [75]. У различных сортов винограда установлено наличие лектиновой активности белков пасоки. Выдвинуто предположение, что лектины участвуют в передаче сигналов в растительном организме, поскольку ксилемный сок играет важную роль в весеннем пробуждении, интеграции функций органов и тканей высших растений. По мнению Даскалюк и соавт. [15], вследствие распознавания специфических участков поверхности биологических структур основные функции лектинов растений прямо или опосредованно связаны с транспортом веществ и передачей сигналов.

Из-за наличия в структуре лектинов углеводсвязывающих доменов и сайтов гидрофобного взаимодействия этим белкам отводят определенную роль в транспорте не только специфичных для них углеводов, но и других метаболитов [110]. Предполагается, что лектины принимают участие в формировании белковых телец, обнаруживаемых в проводящих тканях высших растений, механизмах упаковки и аккумуляции в клетках мезофилла запасных белков, а также в транспорте белков и фотоассимилятов [7, 15, 53, 84, 117].

Установлено, что лектин, выделенный из корней долихоса (*Dolichos* L.), кроме своей углеводсвязывающей функции проявляет также фосфатазную активность. При анализе аминокислотной последовательности этого белка сходства с таковой у других лектинов не обнаружено, что может указывать на существование отдельного их класса. Кроме того, лектины независимо от их углеводсвязывающих доменов могут связывать некоторые ферменты и модифицировать их активность [98, 114].

С начала 1980-х годов в отделе симбиотической азотфиксации Института физиологии растений и генетики НАН Украины ведутся исследования лектинов растений. Сотрудниками отдела изучены структурные и биологические особенности лектинов бобовых [38, 50, 56], участие этих белков в процессах адсорбции клубеньковых бактерий на корнях растений [47] и распознавания партнерами симбиоза друг друга [24, 51]. Исследовано взаимодействие фитолектинов с почвенными азотфиксирующими микроорганизмами [22], участие этих белков в формировании растением ответа на действие биотических и абиотических стрессоров [27, 28, 41, 57, 72]. Ряд работ посвящен изучению экзогенного влияния гомологичных и гетерологичных лектинов на эффективность взаимодействия симбиопартнеров [23, 48, 52, 69, 73, 118] и отдельным аспектам практического применения этих белков для повышения продуктивности растений [68—70, 74, 102].

В частности, нами установлено, что уровень гемагглютинирующей активности лектинов, содержащихся в клубеньках, других вегетативных и генеративных органах сои, колеблется в зависимости от фазы развития растений, обеспеченности их минеральным азотом и активности штамма-инокулянта [71, 72]. Мы обнаружили прямую связь между азотфиксацией клубеньков люпина, сои и лектиновой активностью выделенных из них белков в условиях эффективного взаимодействия макро- и мик-

росимбионтов, что указывает на возможное участие гемагглютинирующих белков в функционировании симбиотического аппарата. Установлено также, что при неэффективном симбиозе незначительный уровень азотфиксации сопряжен с низкой или снижающейся в онтогенезе лектиновой активностью в клубеньках [49, 71, 72].

Кроме того, показано, что изменение интенсивности фотосинтеза в условиях различного обеспечения растений сои минеральным и биологическим азотом сопровождается изменением гемагглютинирующей активности белков в листьях [71]. Лектиновую активность листьев связывают с участием этих белков в фотосинтезе, поскольку в литературе имеются сведения, хотя и немногочисленные, о возможном участии белков с лектиновой активностью в процессах его регуляции. Известно, что лектины способны индуцировать или модифицировать ряд процессов, осуществляемых на мембранах различного типа (в том числе и хлоропластов), и вызывать изменения их структурной организации [17]. Установлен феномен рН-зависимого мембран-мембранного взаимодействия, а также регуляции лектинами процессов агрегации между мембранами тилакоидов [97].

Существуют по крайней мере две гипотезы относительно механизмов такой регуляции. Одна из них предполагает взаимодействие лектинов с галактолипидами мембран тилакоидов. При этом могут меняться текучесть мембран и их конформация, что определяет эффективность передачи электронов от светособирающих комплексов (ССК) на реакционные центры [17, 84, 85]. Ключевым звеном другой гипотезы является светозависимое взаимодействие между пигмент-лектиновым комплексом тилакоидной мембраны и РБФК/О [3]. Последнюю (очевидно, во взаимодействии с РБФ) рассматривают как гликофермент, фиксация и ориентация которого с помощью лектина на поверхности мембраны, обращенной в строму, способствует его активации, а также созданию мультиферментного комплекса, обеспечивающего эффективное функционирование цикла Кальвина. Обе гипотезы базируются на экспериментально доказанном наличии в ССК 1 белков с лектиновой активностью, изменения которой коррелировали с изменениями некоторых характеристик транспорта электронов и активностью РБФК/О. Высказано также предположение о наличии лектиновой активности у белков ССК 2 [77], однако экспериментального подтверждения оно пока не получило.

Результаты исследования динамики накопления лектинов в листьях пшеницы показали, что их содержание прямо зависит от площади ассимиляционной поверхности листьев и абсорбции света хлорофилл-белковыми комплексами. У пшеницы с нарастанием ярусности в этих комплексах увеличиваются количество хлоропластов и содержание лектинов [85]. Показано также, что экзогенная обработка семян АЗП может проявляться в повышении содержания хлорофилла, РНК и лектиновой активности вегетативных органов пшеницы [26, 29].

Мы также установили, что у сои в условиях эффективного симбиоза активация работы симбиотического аппарата предварительной инкубацией ризобий с гомологичным лектином оказывает дополнительное стимулирующее действие на интенсивность фотосинтеза [69, 71]. Известно, что такие важные процессы, как фотосинтез и симбиотическая азотфиксация, тесно взаимосвязаны [20, 40, 65, 120]. Фотосинтез, являясь источником ассимилятов, обеспечивает энергией процесс фиксации атмосферного азота [65]. В свою очередь, азотфиксирующая активность

клубеньковых бактерий влияет на интенсивность фотосинтеза через азотный статус растения [67, 86]. В нашем исследовании экзогенная обработка ризобий гомологичным лектином способствовала формированию более активного симбиотического аппарата, который, очевидно, усиливал «запрос» на ассимилянты со стороны корневой системы, стимулируя тем самым фотосинтетическую активность листьев. Биохимической основой такого запроса является интенсивная разгрузка окончаний ситовидных элементов в клубеньках, что создает крутой концентрационный профиль транспортных форм углерода (прежде всего сахарозы) в проводящей системе и ускоряет их отток из листьев [11]. Это, в свою очередь, снимает ограничения на фотосинтез, налагаемые его продуктами по принципу обратной связи, и ускоряет фотосинтетическую ассимиляцию углерода [21]. Можно предположить участие лектинов и в этих процессах, поскольку известно, что сахароза при загрузке и разгрузке ситовидных элементов переносится сквозь мембраны специальными белками-переносчиками. Не исключено, что они также обладают лектиновой активностью (поскольку по роду функционирования должны обратимо связываться с углеводами), чем объясняются имеющиеся в литературе сообщения об участии лектинов в транспорте веществ [15, 53, 84, 110].

Таким образом, лектины растений играют важную роль не только на начальных этапах формирования симбиоза, но и при его функционировании: активность этих белков тесно связана с функциональной спецификой органа их локализации (листья, клубеньки), а также эффективностью симбиотической системы. Связь между эффективностью бобово-ризобиального симбиоза и лектиновой активностью листьев, по всей видимости, опосредована регуляцией интенсивности фотосинтеза через спрос на ассимилянты в донорно-акцепторной системе растения. Результаты наших исследований подтверждают участие лектинов в неспецифической регуляции интенсивности фотосинтеза в зависимости от условий роста и развития растений.

Вопрос о физиологической роли лектинов растений в настоящее время окончательно еще не решен, однако бесспорно, что специфическое лектин-углеводное взаимодействие является универсальным молекулярным механизмом, лежащим в основе ряда физиологических процессов. Отдельные функции фитолектинов обусловлены также наличием в их структуре сайтов гидрофобного связывания. На сегодня очевидно, что лектины растений участвуют в процессах межклеточного распознавания, защиты от чужеродных организмов, в формировании ответа на неблагоприятные воздействия окружающей среды. Установлено, что эти белки вовлечены в транспорт биополимеров, межклеточную передачу сигналов, а также в процессы дифференциации клеток, роста и развития растений. В процессах регуляции фотосинтеза, формирования и функционирования симбиотического аппарата фитолектины задействованы в различных физиологических механизмах, реализуя при этом свои функции как специфически, так и неспецифически.

1. *Авальбаев А.М., Безрукова М.В., Шакирова Ф.М.* Множественная гормональная регуляция содержания лектина в корнях проростков пшеницы // Физиология растений. — 2001. — 48, № 5. — С. 718—722.
2. *Алексидзе Г.Я., Вискребенцева Э.И., Королев Н.П.* Очистка и некоторые свойства лектина из фракции клеточных стенок корнеплода сахарной свеклы // Там же. — 1984. — 31, № 6. — С. 1021—1027.

3. Алексидзе Г.Я., Литвинов А.И., Выскребенцева Э.И. Модель организации на мембране тилакоидов комплекса ферментов цикла Кальвина с участием лектина фотосистемы I // Там же. — 2002. — 49, № 1. — С. 155—159.
4. Антонюк Л.П., Безверхова Н.В., Евсеева Н.В., Лобачев Ю.В. Лектин пшеницы — один из факторов, отвечающих за вариабельность результатов инокуляции пшеницы // Тез. докл. Всерос. симп. (с международным участием) «Биотехнология микробов», посвященный 120-летию со дня рождения академика В.Н. Шапошникова (Москва, 20—23 окт., 2004). — М., 2004. — С. 9.
5. Антонюк Л.П., Игнатов В.В. О роли агглютинаина зародыша пшеницы в растительно-бактериальном взаимодействии: гипотеза и экспериментальные данные в ее поддержку // Физиология растений. — 2001. — 48, № 3. — С. 427—433.
6. Антонюк В.О. Лектини та їх сировинні джерела. — Львів: Кварт, 2005. — 554 с.
7. Антонюк В.А., Луцик М.Д., Ладная Л.Я. Сезонные изменения титра гемагглютинации и средства к углеводам экстрактов растений, содержащих фукозоспецифичные лектины // Физиология растений. — 1982. — 29, № 6. — С. 1219—1224.
8. Антонюк Л.П., Фомина О.Р., Игнатов В.В. Влияние лектина пшеницы на метаболизм *Azospirillum brasilense*: индукция биосинтеза белков // Микробиология. — 1997. — 66, № 2. — С. 172—178.
9. Борисова Н.Н., Выскребенцева Э.И. Распределение лектиновой активности в митохондриях растений двух разных видов // Тез. докл. междунар. конф. «Физиология растений — наука 3-го тысячелетия». 4-й съезд о-ва физиологов растений России (Москва, 4—9 окт., 1999). — М., 1999. — Т. 1. — С. 25—26.
10. Варбанец Л.Д. Взаимодействие лектина из картофеля с гликополимерами *Corynebacterium sepedonicum* и *Pseudomonas solanacearum* / Изучение и применение лектинов // Уч. зап. Тартус. ун-та. — 1989. — 2, вып. 870. — С. 73—76.
11. Виленбринк И. Транспорт ассимилятов во флоэме: регуляция и механизм // Физиология растений. — 2002. — 49, № 1. — С. 13—21.
12. Выскребенцева Э.И., Борисова Н.Н. Распределение лектиновой активности в митохондриях корнеплода сахарной свеклы: лектиновая активность мембран и матрикса митохондрий корнеплода сахарной свеклы // Там же. — 1996. — 43, № 4. — С. 527—532.
13. Гараева Л.Д., Поздеева С.А., Тимофеева О.А., Хохлова Л.П. Лектины клеточной стенки при закаливании к холоду озимой пшеницы // Там же. — 2006. — 53, № 6. — С. 845—850.
14. Гольнская Е.Л., Башкирова Н.В., Томчук Н.Н. Фитогемагглютинины пестика примулы как возможные белки генеративной несовместимости // Там же. — 1976. — 23, № 1. — С. 88—97.
15. Даскалюк Ю.О., Артеніє В.Г., Кириченко О.В. Лектинова активність білків пасоки *Vitis vinifera* L. // Укр. ботан. журн. — 2002. — 59, № 4. — С. 460—463.
16. Ештушенко А.И. Антивирусные свойства лектинов каланхоэ: Изучение и применение лектинов // Уч. зап. Тартус. ун-та. — 1989. — 2, вып. 870. — С. 189—192.
17. Жесткова И.М., Молотковский Ю.Г. Влияние лектина из семян сои на структуру и энерготранспортирующие реакции хлоропластов // Там же. — С. 108—113.
18. Игнатов В.В. Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. — М.: Наука, 2005. — 24 с.
19. Кильдибекова А.Р., Безрукова М.В., Авальбаев А.М. и др. Механизмы защитного влияния агглютинаина зародыша пшеницы на рост клеток корней проростков пшеницы при засолении // Цитология. — 2004. — 46, № 4. — С. 312—316.
20. Киризий Д.А., Воробей Н.А., Коць С.Я. Взаимосвязь азотфиксации и фотосинтеза как основных составляющих продукционного процесса у люцерны // Физиология растений. — 2007. — 54, № 5. — С. 666—671.
21. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. — Киев: Логос, 2004. — 192 с.
22. Кириченко Е.В. Взаимодействие растительных лектинов с почвенными азотфиксирующими микроорганизмами // Физиология и биохимия культ. растений. — 2005. — 37, № 5. — С. 402—405.
23. Кириченко Е.В., Маличенко С.М. Влияние лектинов бобовых растений на проявление симбиотических свойств клубеньковыми бактериями в бобово-ризобияльном симбиозе // Физиология растений. — 2000. — 47, № 2. — С. 221—225.
24. Кириченко Е.В., Маличенко С.М. Значение лектинов и экзополисахаридов в установлении контакта между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями при формировании симбиоза // Физиология и биохимия культ. растений. — 2000. — 32, № 5. — С. 410—414.
25. Кириченко Е.В., Титова Л.В., Жемойда А.В., Омельчук С.В. Влияние лектинов бобовых растений разной специфичности на развитие проростков сельскохозяйственных культур // Там же. — 2004. — 36, № 5. — С. 390—397.

26. *Кириченко О.В.* Вплив передпосівного оброблення насіння ярої пшениці аглютиніном пшеничних зародків на вміст хлорофілу і лектинову активність у листках та азотфіксуювальну здатність ризосферних мікроорганізмів // Укр. біохім. журн. — 2008. — **80**, № 1. — С. 107—113.
27. *Кириченко О.В., Перковська Г.Ю.* Вплив екзогенного лектину пшениці на вміст флавоноїдів та зміну лектинової активності у проростках пшениці за умов ультрафіолетового опромінення // Біополімери і клітина. — 2005. — **21**, № 5. — С. 413—418.
28. *Кириченко О.В., Сергієнко В.Г.* Фунгітоксична активність рослинних лектинів // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — **38**, № 6. — С. 526—534.
29. *Кириченко О.В., Тищенко О.М.* Вплив екзогенного специфічного лектину на лектинову активність у проростках та листках пшениці // Укр. біохім. журн. — 2005. — **77**, № 4. — С. 133—137.
30. *Ковалева Л.В., Комарова Э.Н., Выскребенцева Э.И.* Сапрофитно-гаметофитные взаимодействия в системе пыльца—пестик. 1. Лектины клеточных стенок // Физиология растений. — 1999. — **46**, № 1. — С. 98—101.
31. *Ковальчук Н.В.* Динаміка активності лектину при проростанні насіння квасолі (*Phaseolus vulgaris* L.) // Укр. біохім. журн. — 2006. — **78**, № 1. — С. 130—134.
32. *Ковальчук Н.В., Мусатенко Л.І.* Лектини при дозріванні насіння квасолі // Доп. НАН України. — 2000. — № 7. — С. 169—173.
33. *Комарова Э.Н., Выскребенцева Э.И., Трунова Т.И.* Активность лектиноподобных белков клеточных стенок и внешних мембран органелл и их связь с эндогенными лигандами в проростках озимой пшеницы при холодной адаптации // Физиология растений. — 2003. — **50**, № 4. — С. 511—516.
34. *Королев Н.П., Выскребенцева Э.И.* Функции эндогенных лектинов // Изучение и применение лектинов: Уч. зап. Тартус. ун-та. — 1989. — **1**, вып. 869. — С. 19—50.
35. *Королев Н.П.* Функции лектинов в клетках // Итоги науки и техники. Сер. Общие проблемы физ.-хим. биологии. — М.: ВИНТИ, 1984. — Т. 1. — 351 с.
36. *Коць С.Я., Береговенко С.К., Кириченко Е.В., Мельникова Н.Н.* Особенности взаимодействия растений и азотфиксирующих микроорганизмов. — Киев: Наук. думка, 2007. — 316 с.
37. *Коць С.Я., Маліченко С.М., Кругова О.Д. та ін.* Фізіолого-біохімічні особливості живлення рослин біологічним азотом. — Київ: Логос, 2001. — 271 с.
38. *Коць С.Я., Маменко П.М., Маліченко С.М.* Структурні особливості та біологічні функції лектинів бобових // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — **40**, № 2. — С. 111—125.
39. *Коць С.Я., Сытников Д.М.* Лектины бобовых растений как фактор эффективного симбиоза // Там же. — 2007. — **39**, № 6. — С. 463—475.
40. *Кретович В.Л.* Биохимия усвоения азота воздуха растениями. — М.: Наука, 1994. — 168 с.
41. *Кругова Е.Д., Маличенко С.М., Стадник М.В. и др.* Исследование лектинов люпина с целью выяснения их участия в системе бобовые растения — клубеньковые бактерии: Изучение и применение лектинов // Уч. зап. Тартус. ун-та, 1989. — **2**, вып. 870. — С. 118—122.
42. *Кругова О.Д., Мандровська Н.М., Кириченко О.В.* Вплив екзогенного лектину на активність антиоксидантних ферментів, ендогенного лектину та вміст флавоноїдів у пшениці // Укр. біохім. журн. — 2006. — **78**, № 2. — С. 106—112.
43. *Лепехин Е.А., Палладина Т.А., Педченко В.К., Рыбак В.И.* Распределение и активность лектинов в субклеточных фракциях корней проростков кукурузы // Физиология растений. — 1987. — **34**, № 1. — С. 160—164.
44. *Луцки М.Д., Панасюк Е.Н., Луцкий А.Д.* Лектины. — Львов: Выща шк.: Изд-во при Львов. ун-те, 1981. — 158 с.
45. *Любимова Н.В., Салькова Е.Г.* Межклеточное распознавание и индуцирование устойчивости картофеля к возбудителю фитофтороза: Молекулярные и генетические механизмы взаимодействия микроорганизмов с растениями. — Пушино: Б.и., 1989. — С. 158—164.
46. *Максимов И.В., Черепанова Е.А., Яруллина Л.Г., Ахметова И.Э.* Выделение «хитинспецифичных» оксидоредуктаз пшеницы // Прикл. биохимия и микробиология. — 2005. — **41**, № 6. — С. 616—620.
47. *Маліченко С.М., Даценко В.К., Маменко П.М.* Адсорбція бульбочкових бактерій корінням специфічних та неспецифічних їм бобових рослин // Онтогенез рослин, біологічна фіксація молекулярного азоту та азотний метаболізм: Матеріали міжнар. наук. конф. (Тернопіль, 1—4 жовт., 2001). — Тернопіль, 2001. — С. 95—98.
48. *Маліченко С.М., Даценко В.К., Маменко П.М., Коць С.Я.* Участь лектинів специфічних і неспецифічних до бульбочкових бактерій бобових рослин у формуванні і функціону-

- ванні азотфіксувального симбіозу // Наук. зап. Тернопіл. пед. ун-ту. — 2002. — № 3 (18). — С. 49—57.
49. *Маличенко С.М., Маменко П.М., Коць С.Я.* Вплив різних за активністю штамів роду *Bradyrhizobium* на динаміку лектинової активності корневих бульбочок і функціонування азотфіксувального апарату люпину // Физиология и биохимия культ. растений. — 2002. — **34**, № 6. — С. 511—516.
  50. *Маличенко С.М., Назаренко Н.И., Кириченко Е.В., Заец В.Н.* Выделение лектинов из корней и семян люпина (*Lupinus luteus* L.) и изучение их свойств // Там же. — 1994. — **26**, № 3. — С. 252—256.
  51. *Маличенко С.М., Назаренко Н.И., Кириченко Е.В., Старченков Е.П.* О значении лектина корней люпина в установлении контакта между растением и ризобиями при формировании симбиоза // Там же. — № 4. — С. 333—337.
  52. *Маменко П.М., Маличенко С.М., Даценко В.К., Коць С.Я.* Симбіотичні властивості і продуктивність сої залежно від концентрації її лектину в інокуляційній суспензії *Bradyrhizobium japonicum* 6346 // Там само. — 2003. — **35**, № 3. — С. 215—221.
  53. *Марков Е.Ю., Хавкин Э.Е.* Лектины растений: предполагаемые функции // Физиология растений. — 1983. — **30**, № 5. — С. 852—867.
  54. *Матвеева Н.П., Андреюк Д.С., Лазарева Е.А., Ермаков И.П.* Влияние конканавалина А на величину мембранного потенциала и внутриклеточное рН в процессе активации пыльцевого зерна табака in vitro // Там же. — 2004. — **51**, № 4. — С. 549—554.
  55. *Матвеева Н.П., Лазарева Е.А., Ключник Т.П. и др.* Выявление лектинов оболочки пыльцевого зерна *Nicotiana tabacum*, стимулирующих прорастание in vitro // Там же. — 2007. — **54**, № 5. — С. 699—706.
  56. *Мельникова Н.М., Маменко П.М., Коць С.Я.* Дві гемаглютинуючі фракції білків насіння безбульбочкової сої з різною вуглеводною специфічністю // Доп. НАН України. — 2004. — № 11. — С. 167—171.
  57. *Михалків Л.М., Маменко П.М.* Вплив лектину на формування і функціонування симбіотичних систем люцерна — *Sinorhizobium meliloti* в умовах різного водозабезпечення // Сучасний стан і пріоритети розвитку фізіології рослин, генетики та біотехнології : Матеріали Х конф. молодих дослідників (Київ, 25—26 жовтня, 2007). — К., 2007. — С. 16—17.
  58. *Никитина В.Е., Аленькина С.А., Пономарева Е.Г., Савенкова Н.Н.* Изучение роли лектинов клеточной поверхности азоспирилл во взаимодействии с корнями пшеницы // Микробиология. — 1996. — **65**, № 2. — С. 165—170.
  59. *Никитина В.Е., Богомолова Н.В., Пономарева Е.Г., Соколов О.И.* Влияние лектинов азоспирилл на способность семян к прорастанию // Изв. РАН. Сер. Биология. — 2004. — № 4. — С. 431—435.
  60. *Патика В.П., Коць С.Я., Волкогон В.В. та ін.* Біологічний азот. — Київ: Світ, 2003. — 424 с.
  61. *Погорелая Н.Ф., Капля А.В., Брайон А.В., Киндрок Н.Л.* Лектиноподобная активность белоксодержащих экстрактов почек яблони в зимний период // Физиология и биохимия культ. растений. — 1991. — **23**, № 6. — С. 594—597.
  62. *Погоріла Н.Ф., Панюта О.О., Кухтей Р.Р. та ін.* Аглютинувальні білки картоплі, фракціоновані з бульб у різні фази розвитку // Там само. — 2004. — **36**, № 1. — С. 78—83.
  63. *Подгорский В.С., Коваленко Э.А., Симоненко И.А.* Лектины бактерий. — Киев: Наук. думка, 1992. — 204 с.
  64. *Рожнова Н.А., Геращенко Г.А., Бабоша А.В.* Индукция фитогемагглютинирующей активности в растениях картофеля in vitro арахидоновой кислотой // Физиология растений. — 2002. — **49**, № 4. — С. 603—607.
  65. *Романов В.И.* Взаимосвязь процессов азотфиксации и фотосинтеза в бобовом растении // Биологическая фиксация молекулярного азота : Материалы VI Всесоюз. Баховского коллокви. — Киев: Наук. думка, 1983. — С. 147—154.
  66. *Самородов В.Н., Поспелов С.В.* Лектины как регуляторы завязывания плодов и эмбриогенеза у груши при разных формах опыления / Изучение и применение лектинов // Уч. зап. Тартус. ун-та. — 1989. — **2**, вып. 870. — С. 132—134.
  67. *Слесаревичус А.К., Пранайтис П.И., Духовский П.В., Станайтене Я.И.* Эффективность инокуляции и интенсивность фотосинтеза растений сои, инокулированных различными видами и штаммами клубеньковых бактерий // Физиология и биохимия культ. растений. — 2001. — **33**, № 4. — С. 298—302.
  68. *Сытников Д.М., Воробей Н.А., Береговенко С.К.* Эффективность биопрепаратов на основе Tn5-мутантов *Bradyrhizobium japonicum*, модифицированных гомологичным лектином // Вестн. Харьков. аграр. ун-та. Сер. Биология. — 2008. — № 3 (15). — С. 46—52.

69. Сытников Д.М., Киризий Д.А., Маличенко С.М., Коць С.Я. Продуктивность симбиоза соя—*Bradyrhizobium japonicum* при модификации активности клубеньковых бактерий экзогенными белками // Физиология растений. — 2007. — 54, № 3. — С. 416—423.
70. Сытников Д.М., Коць С.Я., Даценко В.К. Эффективность биопрепаратов клубеньковых бактерий сои, модифицированных гомологичным лектином // Прикл. биохимия и микробиология. — 2007. — 43, № 3. — С. 304—310.
71. Сытников Д.М., Коць С.Я., Маличенко С.М., Киризий Д.А. Интенсивность фотосинтеза и лектиновая активность листьев сои при инокуляции ризобиями совместно с гомологичным лектином // Физиология растений. — 2006. — 53, № 2. — С. 189—195.
72. Сытников Д.М., Коць С.Я., Маличенко С.М. Лектиновая активность различных органов сои в условиях эффективного и неэффективного симбиоза // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — 38, № 1. — С. 53—60.
73. Сытников Д.М., Коць С.Я., Маличенко С.М. Эффективность симбиотической системы соя—*Bradyrhizobium japonicum* при действии гомологичного лектина в условиях различного обеспечения минеральным азотом // Там же. — 2005. — 37, № 5. — С. 394—401.
74. Сытников Д.М., Маличенко С.М., Якимчук Р.А., Мосендз Г.Н. Влияние концентрации лектина и продолжительности инкубирования инокуляционной суспензии ризобий на рост, нитрогеназную активность и продуктивность сои // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — 38, № 4. — С. 310—316.
75. Титов Е.В., Соколова О.С., Володарский А.Д. Распределение лектина по тканям стебля винограда // Физиология растений. — 1992. — 39, № 1. — С. 40—47.
76. Трифонова Т.В., Максютлова Н.Н., Тимофеева О.А., Чернов В.М. Изменение лектиновой активности проростков озимой пшеницы при инфицировании микоплазмами // Прикл. биохимия и микробиология. — 2004. — 40, № 6. — С. 675—679.
77. Фалькович Т.Н., Пронина Н.А., Семенов В.Е. Локализация лектиноподобных белков в светособирающем комплексе фотосистемы I *Dunaliella salina* // Физиология растений. — 1997. — 44, № 1. — С. 24—30.
78. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В., Авальбаев А.М. Гормональная регуляция содержания лектина в корнях проростков пшеницы // Докл. РАН. — 2000. — 370, № 5. — С. 696—697.
79. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В., Авальбаев А.М., Фатхутдинова Р.А. Механизмы регуляции накопления лектина в проростках пшеницы при засолении // Физиология растений. — 2003. — 50, № 3. — С. 341—345.
80. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений // Журн. общей биологии. — 2007. — 68, № 2. — С. 98—114.
81. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В., Шаяхметов И.Ф. Влияние теплового стресса на динамику накопления АБК и лектина в клетках каллуса пшеницы // Физиология растений. — 1995. — 42, № 5. — С. 700—702.
82. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. — Уфа: Гилем, 2001. — 160 с.
83. Шаяхметов И.Ф., Шакирова Ф.М., Хайруллин Р.М. Исследование содержания лектина в связи с формированием морфогенного каллуса пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. — 1994. — 26, № 1. — С. 68—71.
84. Ямалеева А.А. Лектины растений и их биологическая роль. — Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 2001. — 204 с.
85. Ямалеева А.А. Лектины растений и их биологическая роль: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Санкт-Петербург, 2002. — 50 с.
86. Boller B.C., Heichel G.H. Canopy structure and photosynthesis of alfalfa genotypes differing in nodule effectiveness // Crop. Sci. — 1984. — 24. — P. 91—96.
87. Brewin N.J., Kardailsky I.V. Legume lectins and nodulation by *Rhizobium* // Trends Plant Sci. — 1997. — 2, N 3. — P. 92—98.
88. Burger M.M. Isolation of a receptor complex for a tumor specific agglutinin from the neoplastic cell surface // Nature. — 1968. — 219. — P. 499—500.
89. Cammue B.P.A., Broekaert W.F., Kellens J.T.C. et al. Stress-induced accumulation of wheat germ agglutinin and abscisic acid in roots of wheat seedlings // Plant Physiol. — 1989. — 91. — P. 1432—1435.
90. Carratu G., Giannattasio M. Lectin activity in pollen from plants representative of thirty orders of spermatophyta // Sex Plant Reprod. — 1990. — 3, N 1. — P. 35—40.
91. Castresana M.C., Serra M.T., Rodriguez J.F., Tejerina G. Distribution of lectin during the life cycle of *Phaseolus vulgaris* L. // Plant Sci. — 1987. — 48. — P. 79—88.
92. Chatterjee B.P., Ahmed H. Lectins from plant and animal carbohydrate specificity // Biochem. Arch. — 1998. — 14, N 1. — P. 1—15.
93. Ci En, Gao Ming. Успехи изучения влияния факторов окружающей среды на симбиотическую фиксацию азота бобовыми (Кит.) // Xibei zhiwu xuebao = Acta bot. boreali-accident. sin. — 2005. — 25, N 6. — P. 1269—1274.



94. Dazzo F.B., Truchet G.L., Sherwood J.E. et al. Specific phases of root hair attachment in the *Rhizobium trifolii*-clover symbiosis // Appl. Environ. Microbiol. — 1984. — **48**, N 6. — P. 1140—1150.
95. Diaz C.L., Hosselet M., Logman G.J.J. Distribution of glucose/mannose-specific isolectins in pea (*Pisum sativum* L.) seedlings // Planta. — 1990. — **181**. — P. 451—461.
96. Diaz C.L., Melchers L.S., Hooykaas P.J.J. et al. Root lectin as a determinant of host-plant specificity in the *Rhizobium legume*-symbiosis // Nature. — 1989. — **338**. — P. 579—581.
97. Doltchinkova V., Lambreva M. Effect of pH on the electrokinetic and light scattering properties of pea thylakoids in the presence of phytohemagglutinin // Bulg. J. Plant Physiol. — 2002. — **28** (1—2). — P. 45—58.
98. Etzler M.E. From structure to activity: new insights into the functions of legume lectins // Trends Glycosci. Glycotechnol. — 1998. — **10**, N 53. — P. 247—255.
99. Gaigamashvili M., Ogawa T., Muramoto K. Distribution of mannose and maltose-binding lectins in Dioscoreaceae species // Proc. Georg. Acad. Sci. B. — 2006. — **4**, N 1. — P. 1—5.
100. Geurts R., Bisseling T. *Rhizobium* Nod factor perception and signalling // Plant Cell. — 2002. — **14**. — P. S239—S249.
101. Hirsh A.M., Lum M.R., Downie J.A. What makes the Rhizobia-legume symbiosis so special? // Plant Physiol. — 2001. — **127**. — P. 1484—1492.
102. Kyrychenko O.V. Practice of soybean and wheat lectins use for the plant growing // The Problems of Biogeochemistry and Geochemical Ecology. — 2008. — **1**, N 5. — P. 99—105.
103. Laus M.C., Logman T.J., Lamers J.E. et al. A novel polar surface polysaccharide from *Rhizobium leguminosarum* binds host plant lectin // Mol. Microbiol. — 2006. — **59**, N 6. — P. 1704—1713.
104. Lodeiro A.R., Lopez-Garsia S.L., Vazquez T.E.E., Favelukes G. Stimulation of adhesiveness, infectivity, and competitiveness for nodulation of *Bradyrhizobium japonicum* by its pretreatment with soybean seed lectin // FEMS Microbiol. Lett. — 2000. — **188**, N 2. — P. 177—184.
105. Loris R., Hamelryck T., Bouckaert J., Wyns L. Legume lectin structure // BBA — Protein Str. and Mol. Enzymol. — 1998. — **1383**, N 1. — P. 9—36.
106. Møkelø O. Studies in hemagglutinins of leguminose seeds // Ann. Med. Exp. Biol. Fenniae. — 1957. — Suppl. 35. — P. 11—53.
107. Martihus M.F., Regina G.S., Franco A.A. Importancia compositos fenolicos nas interacoes entre especies leguminosas e rizobio // Rev. Univ. rural. Ser. Cie. vida / Univ. fed. rur. Rio de Janeiro. — 2002. — **22**, N 1. — P. 65—81.
108. Moseshvili N., Aleksidze N. Distribution of soluble proteins with lectin activity in different organs of *Mentha pulegium* and biological characteristics // Bull. Georg. Acad. Sci. — 1999. — **160**, N 2. — P. 327—330.
109. Navarro-Gochicoa M.T., Hogg B., Bono J.-J. et al. Lectin apyrases and lectin receptor kinases: Proteins potentially playing a role in the legume-rhizobia symbiosis // Biology of plant-microbe interactions. Vol. 4. Molecular plant-microbe interactions: New bridges between past and future. — Proceedings of the 11 International Congress on molecular plant-microbe interactions (St. Petersburg, July 18—26, 2003). — St. Paul (Minn.), 2004. — P. 351—354.
110. Ohno Y., Naganuma T., Ogawa T., Muramoto K. Effect of lectins on transport of food factors in caco-2 cell monolayers // J. Agr. Food Chem. — 2006. — **54** (2). — P. 548—553.
111. Parret X., Staehelin C., Broughton W.J. Molecular basis of symbiotic promiscuity // Microbiol. Mol. Biol. Rev. — 2000. — **64**, N 1. — P. 180—201.
112. Pogorila N. Physiological, biochemical and ecological trends within the plant lectinology // Bulg. J. Plant Physiol. — 1998. — Spec. issue. — P. 296.
113. Rossario de Felipe A.M. Interacciones microorganismos-suelo-planta en la preservation del Medio Ambiente y la Salud // Ann. Real Acad. Nac. farm. — 2004. — **70**, N 3. — P. 743—776.
114. Rudiger H., Gabius H.-J. Plant lectins: occurrence, biochemistry, functions and applications // Glycoconi. J. — 2001. — **18**. — P. 589—613.
115. Sharon N., Goldstein I.J. Lectins: more than insecticides // Science. — 1998. — **282**. — P. 1047.
116. Sharon N., Lis H. Legume lectins — a large family of homologous proteins // FASEB J. — 1990. — **4** (14). — P. 3198—3208.
117. Spilatro S.R., Cochran G.R., Walker R.E. et al. Characterization of a new lectin of soybean vegetative tissues // Plant Physiol. — 1996. — **110**, N 3. — P. 825—834.
118. Sytnikov D.M., Kots S.Ya., Malichenko S.M. Influence of lectin on the efficiency of symbiotic system soybean — *Bradyrhizobium japonicum* under different mineral nitrogen supply // XVII Int. Bot. Congr. — Vienna, Austria, Europe, July 17—23, 2005: Abstracts. — Vienna, 2005. — P. 258.
119. Toyoda K., Miki K., Ichinose Y. et al. Plant lectins induce the production of a phytoalexin in *Pisum sativum* // Plant Cell Physiol. — 1995. — **36**, N 5. — P. 799—807.

120. *Vance C.P., Heichel G.H.* Carbon in N<sub>2</sub> fixation: limitation or exquisite adaptation // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* — 1991. — **42**. — P. 373—390.
121. *Van Dame J.M., Peumans W.J., Pustai A., Bardocz S.* Handbook of plant lectins: properties and biomedical applications. — Chichester etc.: John Willey and Sons, 1998. — 451 p.
122. *Van Rhijn P., Fujishige N.A., Lim P.O., Hirsh A.M.* Sugar-binding of pea lectin enhances heterologous infection of transgenic alfalfa plants by *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* // *Plant Physiol.* — 2001. — **126**. — P. 133—144.

Получено 05.02.2009

#### УЧАСТЬ ЛЕКТИНІВ У ФІЗІОЛОГІЧНИХ ПРОЦЕСАХ РОСЛИН

*Д.М. Ситніков, С.Я. Коць*

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

У літературному огляді наведено дані про розповсюдження, вивчені та передбачувані функції лектинів рослин. Розглянуто участь фітолектинів у міжклітинному розпізнаванні, взаємодії рослин із мікроорганізмами, формуванні відповіді на різні біотичні й абіотичні стресори, а також роль цих білків у процесах, пов'язаних із диференціацією, ростом і розвитком рослинного організму, інтеграцією його функцій. Особливу увагу приділено значенню лектинів у таких ключових фізіологічних процесах, як фотосинтез і симбіотична азотфіксація.

#### PARTICIPATION OF LECTINS IN PLANT PHYSIOLOGICAL PROCESSES

*D.M. Sytnikov, S.Ya. Kots*

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The distribution, known and assumed functions of plant lectins are reviewed. The paper covers participation of phytolectins in intercellular recognition, plants interaction with microorganisms, response to different biotic and abiotic stressors and role of these proteins in the processes associated with plant differentiation, growth and development, as well as integration of its functions. Special attention was given to the lectins significance in key physiological processes such as photosynthesis and symbiotic nitrogen fixation.

*Key words:* plant lectins, physiological processes.