

UDC 581.1

## Роль фітолектинів у процесах життєдіяльності рослин

Н. В. Ковальчук<sup>1,3</sup>, Н. М. Мельникова<sup>2</sup>, Л. І. Мусатенко<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Австралійський центр функціональної геноміки рослин, Університет Аделаїди РМВ1, Глен Осмонд, СА 5604, Австралія

<sup>2</sup>Інститут фізіології рослин і генетики НАН України  
Вул. Васильківська, 31/17, Київ, Україна, 03022

<sup>3</sup>Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України  
Вул. Терещенківська, 2, Київ, Україна, 01601

mnn69@mail.ru

*В огляді висвітлено основні властивості рослинних лектинів та узагальнено літературні дані щодо фізіологічної ролі цих білків у життєвому циклі рослин. Приділено увагу сучасним дослідженням фітолектинів і лектиноподібних білків, а також окреслено основні напрямки подальшого вивчення функціонування гемаглютининів у фізіологічних процесах рослин.*

*Ключові слова: фітолектини, вуглеводзв'язувальні властивості, фізіологічна роль, життєвий цикл.*

**Вступ.** Рослини синтезують велику кількість білкових молекул, які беруть участь у різних процесах протягом свого життєвого циклу. Лектини і лектиноподібні білки, які складають окрему групу, виділено з різних органів і тканин рослин [1]. Лектини – це переважно глікопротеїни неіммунного походження, здатні зв'язувати вуглеводи і вуглеводмісні сполуки з високою специфічністю та аглютинувати еритроцити [2]. Зазвичай молекула лектину містить декілька однакових або відмінних субодиниць [2], хоча існують і мономерні лектини [3]. Однією з найважливіших властивостей гемаглютинувальних білків є їхня здатність взаємодіяти з вуглеводними лігандами, виявляючи при цьому значну специфічність [1, 2]. Лектини рослин різняться за вуглеводною специфічністю [2] та здатні взаємодіяти з кількома моно- і олігосахаридами з різним ступенем активності [4]. Аглютинувальні білки можуть мати найвираженішу афінність до складних за структурою олігосахаридів і вуглеводмісних сполук порівняно з моносахаридами і простими олігосахаридами [3].

Частина амінокислотних залишків в активному центрі вуглеводзв'язувального сайту лектину віді-

грає значну роль при зв'язуванні з моносахаридами [5], тоді як інші залучаються в разі взаємодії білкової молекули із складнішими вуглеводними сполуками, підвищуючи її афінність [6, 7]. Окрім вуглеводзв'язувального сайту, аглютиніни можуть містити сайти, за допомогою яких вони взаємодіють з аденіном і фітогормонами – похідними аденіну [8], а також з іншими молекулами, зокрема, деякими амінокислотами [9]. Фітолектини здатні аглютинувати еритроцити людини і різних тварин, однак деякі з них переважно зв'язують еритроцити певного типу [2]. Показано, що окремі лектини виявляють також каталітичну активність, до прикладу, аглютинін насіння *Dolichos biflorus* має ліпоксигеназну активність [10].

Окрім так званих «класичних» лектинів, рослини синтезують і лектиноподібні білки, зокрема, арцелін і  $\alpha$ -амілазний інгібітор [11], які здатні взаємодіяти з вуглеводами та відзначаються певною гомологією до відомих лектинів. Автори роботи [12] запропонували вважати рослинними лектинами всі рослинні білки, які мають принаймні один некаталітичний домен, що оборотно зв'язує специфічні моночи олігосахариди. Окремо варто відзначити лектинові рецепторні кінази і  $\beta$ -галактозидазу, у складі яких

також є лектиновий домен [13, 14]. У деяких рослин, наприклад люцерни, ідентифіковано *MsLECI* [15] – лектиновий ген. Однак до цього часу немає відомостей щодо властивостей цього білка.

На основі даних низки досліджень висловлено думку стосовно того, що неklasичні лектини репрезентують головну еволюційну лінію, а їхні відповідні гени слугують зразком для генів, кодуючих «класичні» лектинові гомологи [16].

Особливості будови і локалізації лектинів у рослинних клітинах, тканинах і органах, а також їхні фізико-хімічні та імунохімічні властивості обумовлюють функціональну активність цих білків протягом життєвого циклу рослин на різних рівнях організації – від клітини до цілісного організму.

Функціональну активність гемаглютининів у рослинах вивчали протягом тривалого часу, результати описано в багатьох наукових публікаціях [1, 2, 6, 16]. Узагальнення сучасних даних щодо ролі лектинів і лектиноподібних білків у різних процесах життєдіяльності рослин дозволить окреслити напрямки досліджень, яким досі не приділяли належної уваги, незважаючи на те, що їхні висновки можуть мати велике значення для поглиблення та розширення знань про лектини, участь цих білків у розпізнаванні як загальнобіологічному явищі та в інших аспектах лектинології. Одержані дані відносно особливостей фітолектинів і їхньої фізіологічної ролі можуть стати основою розробок для практичного використання аглютинувальних білків.

**Роль лектинів як запасальної речовини.** Значне накопичення гемаглютининів у запасальних тканинах рослин та їхня деградація при проростанні насіння [17] або в результаті флуктуаційних змін у корі бобових дерев [18] дозволили висловити думку про роль фітолектинів як запасальної речовини, що разом із іншими білками забезпечує розвиток рослинного організму. Однак показано, що під час проростання насіння вміст у ньому лектину знижується значно меншою мірою, ніж інших білків. Це може свідчити про ще якесь значення лектинів на ранніх етапах росту і розвитку рослин [19]. Очевидно, запасальна роль не є головною для фітолектинів, що підтверджується відсутністю прямих доказів стосовно функціонування лектинів як запасальних білків. Скоріш за все, вони (наприклад, гем-

аглютиніни насіння чи кори дерев) можуть функціонувати в агрегації з білками і ферментами [20, 21]. Зменшення ж кількості лектину, зокрема, при проростанні насіння може бути обумовлене, з одного боку, його секрецією назовні (серед іншого, роль у захисті рослин), а, з другого, – деградацією, викликаною втратою значення аглютиніну як агрегувального компонента, оскільки пул запасальних білків зникає з розвитком проростка.

**Участь фітолектинів у процесах росту і розвитку рослин.** Показано, що значна кількість лектинів синтезується в зонах найактивнішого росту проростків, що опосередковано вказує на їхню роль у ростових процесах рослинного організму [22]. Це припущення підтверджується даними про підвищення рівня мРНК вегетативного лектину *CanVLEC* під час обробки рослин *Cicer arietinum* індолілоцтовою кислотою та брасиноїдами, які спричиняють видовження епікотилу, а також зменшення кількості транскриптів лектину з ростом епікотилів [23]. Екзогенні лектини здатні стимулювати ростові процеси в коренях проростків та мітотичну активність клітин їхньої апікальної меристеми, виявляючи при цьому певну специфічність дії [24]. Відомо, що ростові процеси в рослинному організмі значною мірою залежать від впливу фітогормонів [25]. Результати низки досліджень вказують на існування тісного зв'язку між вмістом фітогормонів і рослинних лектинів. Так, обробка коренів проростків *Phaseolus vulgaris* фітогемаглютиніном (ФГА) викликала кількісні зміни гормонів у коренях, що може свідчити про залучення цього лектину до гормональної регуляції росту рослин [24]. З іншого боку, фітогормони здатні посилювати експресію лектинових генів і збільшувати вміст гемаглютининів у рослинах [26, 27]. Однак при культивуванні клітин калосу *D. biflorus* на середовищі з додаванням 2,4-дихлорфеноксиоцтової кислоти і кінетину лектини не синтезувалися. Продуктування гемаглютинувальних білків відбувалося після перенесення культури на середовище, вільне від гормонів [28]. Зміни активності поділу клітин коренів пшениці за одночасної дії аглютиніну зародків пшениці та 24-епібрасиноїду вказують на можливу взаємодію фітогормонів і лектинів у контролі ними ростових процесів у рослинах [29]. Зважаючи на здатність лек-

тинів зв'язувати фітогормони із значною афінністю [8], логічно припустити, що гемаглютинувальні білки можуть утримувати певні кількості гормонів і відігравати якусь роль у регуляції росту й розвитку рослинного організму. Дослідження структури лектину *Viscum album* у комплексі з зеатином підтверджує цю думку, демонструючи можливість зв'язування фітогормонів гемаглютинувальними білками [30]. В цьому разі адсорбція гормонів рослин-господарів лектином *V. album* розглядається як частина захисного механізму омели [30]. Лектини можуть функціонувати також як компонент залежного від дії гормонів захисного сигнального механізму [31, 32].

Одним із можливих шляхів взаємодії лектинів і фітогормонів в онтогенезі рослин може бути зв'язування гемаглютинувальних білків з клітинними стінками та інгібування викликаного ауксином розщеплення клітинної стінки. Так, лектини *Tetragonolobus purpureus* і *Ulex europeus* пригнічують елонгацію сегментів епікотилію *Vigna angularis* [33], а конканавалін А, аглютинін зародків *Triticum vulgare*, лектини *D. biflorus*, *Glycine max*, *Limulus polyphenus* супресують індуковану ауксином елонгацію колеоптиля вівса (*Avena sativa* L.) [34]. Експериментальні дані дозволили встановити, що лектинові рецепторні кінази, які містять сайт зв'язування фітогормонів [35], можуть брати участь у позитивній чи негативній регуляції проростання насіння у відповідь на дію абсцизової кислоти [36, 37].

**Регульовальна роль аглютинінів.** Окрім причетності до гормональної регуляції росту рослин [24], лектини можуть залучатися до підтримання і функціонування ферментних комплексів, які забезпечують перебіг низки важливих фізіологічних процесів у життєвому циклі рослинного організму. Наприклад, після алкалізації строми тилакоїдів на світлі вуглеводзв'язувальний сайт комплексу пігмент-білок фотосистеми I трансформується в активний стан, збільшуючи активність рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксілази, яка є специфічним лігандом лектину в стромальних тилакоїдах [38]. Жакаліноподібні лектини виявилися здатними контролювати розмір глюкозидазного комплексу, розміщеного в спеціалізованих органелах ендоплазматичного ретикуліуму клітин *Arabidopsis thaliana*. Один з них

виконує інгібіторну роль, а інший «полімеризувальний» [39].

**Транспортна роль лектинів.** Схожість за загальною будовою вуглеводзв'язувальних сайтів лектинів деяких бобових і білків, що переносять цукри [40], свідчить про можливу участь аглютинінів у транспорті вуглеводів. Флоемний білок огірка PP2, який є химерним лектином, виявив здатність взаємодіяти з РНК віроїдів і рухатися від клітини до клітини через плазмодесми на значні відстані [41]. У його гені ідентифіковано послідовність, характерну для білкових молекул, які можуть зв'язувати високоструктуровані РНК [42]. На підставі цих та деяких інших досліджень зроблено припущення стосовно того, що флоемні лектини огірків і дині переносять ендогенні рослинні РНК [42, 43]. Виявлено, що рекомбінантний лектин PP2-A1 *A. thaliana* може взаємодіяти з N-ацетилглюкозаміновими олігомерами і високоманозними N-гліканами, а також деякими білками флоемного соку, що вказує на функціональну активність лектину при перенесенні ендогенних білків [44].

**Участь фітолектинів у формуванні і дозріванні плодів.** Лектини рослин можуть стимулювати ріст пилкової трубки [45] та мають велике значення для процесів розпізнавання під час запилення рослин [46]. Показано, що при дозріванні насіння *P. vulgaris* гемаглютинувальна активність ФГА у сім'ядолях, починаючи з 40-го дня після запилення рослин, дещо знижувалася, тоді як у зародкових осях спостерігалася зростання цього показника [47]. Це свідчить, зокрема, про функціональну активність ФГА під час переходу насіння до стану спокою. Зміни ж активності та вуглеводної специфічності гемаглютинінів субклітинних фракцій стеблових апексів *Rudbeckia bicolor* і *Perilla nantkinansis* протягом фотоперіодичної індукції [48] дозволяють припустити участь лектинів у процесах, пов'язаних з початком цвітіння рослин.

Гемаглютинувальні білки рослин можуть також відігравати певну роль під час дозрівання плодів. Так, за присутності лектину помідорів і конканаваліну А глікан Man5GlcNAc, який інгібує індуковане індолілоцтовою кислотою почервоніння перикарпного диска помідорів [49], втрачає біологічну активність [50].

**Роль лектинів у захисті рослин.** Фітолектини можуть брати участь у захисті рослин від негативної дії низки факторів довкілля. Так, за умови температурного стресу суттєво зростала активність синтезу ФГА у сім'ядолях *P. vulgaris* [51]. Встановлено, що аглютинін *Euonymus europaeus* має тісний еволюційний зв'язок з доменом, ідентифікованим у деяких білків, які синтезуються у відповідь на дію сольового стресу або абсцизової кислоти [52]. Ймовірно, що цей лектин виконує роль, притаманну стресовим білкам. На основі досліджень із визначення гемаглютинувальної активності лектиноподібних компонентів у клітинних стінках і зовнішніх мембранах органел (таких як ядро, пластиди, мітохондрії і мікосомні мембрани) рослин озимої пшениці *Triticum aestivum*, стійких до вимерзання, зроблено припущення стосовно того, що саме компоненти зовнішніх мембран органел контролюють функціональну активність мембран за адаптації до холоду [53]. Очевидно, лектини під час адаптації рослин до низьких температур включаються у взаємодію між стінкою рослинної клітини і цитоскелетом [54].

Експериментальні дані останніх років дозволяють розглядати фітолектини як можливий компонент захисної системи рослин від наслідків негативного впливу водного дефіциту. Так, зменшення кількості води, яка надходить до проростків, впливає на експресію гена *CanVLEC*, що кодує вегетативний лектин *C. arietinum* [23]. Встановлено, що екзогенна обробка аглютиніном зародків пшениці може захищати проростки пшениці від засолення через зменшення активності антиоксидантних ферментів та запобігати підвищенню мітотичної активності в апікальній кореневій меристемі, яке викликане сольовим стресом [55]. Варто зауважити, що питання стосовно того, в яких саме механізмах і процесах, що відбуваються в рослинному організмі під впливом абіотичних факторів, беруть участь лектини, залишається до кінця нез'ясованим.

Деякі гемаглютиніни можуть залучатися до захисту рослин від дії різних фітопатогенів, пригнічуючи ріст, наприклад, мікроскопічних грибів [56, 57]. Зв'язуючись із зародковою трубкою спор грибів *Neurospora crassa*, *Aspergillus amstelodami*, *Botryodiplodia theobromae* лектини з різною вуглевод-

ною специфічністю здатні інгібувати їхній ріст, змінюючи чутливість спор до осмотичного лізису або викликаючи розгалуження чи інгібуючи елонгацію зародкових трубок спор [58]. Однак ступінь прояву інгібіторної активності аглютиніну значною мірою може залежати від фази росту грибів [59]. Обробка *Nicotiana tabacum* арахідоновою кислотою та інокуляція вірусом тютюнової мозаїки призводили до збільшення гемаглютинувальної активності у рослин, що може свідчити про включення лектину у розвиток антивірусної захисної відповіді [60]. Білки з лектиновим доменом беруть участь у захисті рослин від ураження фітопатогенами у складі сигнальної системи. Так, лектинова рецепторна кіназа з листків *Nicotiana benthamiana* виявила здатність взаємодіяти з INF еліситином *Phytophthora infestans* і передавати сигнал гіперчутливості, спричиняючи загибель рослинних клітин [61].

Фітолектини можуть відігравати роль у захисті рослин від комах-шкідників. Наприклад, ФГА насіння квасолі демонструє інсектицидну активність по відношенню до *Schizaphis graminum* [62], тоді як арцелін – до *Zabrotes subfasciatus* [63].  $\alpha$ -Амілазний інгібітор *P. vulgaris* здатний інгібувати  $\alpha$ -амілази тваринного походження [64], а  $\alpha$ -амілазний інгібітор з *Lablab purpureus* –  $\alpha$ -амілази грибів, пригнічуючи конідіальне проростання і ріст гіф патогенного гриба кукурудзи *Aspergillus flavus* [65]. Показано, що лектини рослин різних видів суттєво впливають на кількість відкладених яєць *Callosobruchus maculatus* у разі обробки ними насіння *C. arietinum*, виявляючи при цьому специфічність, пов'язану з вуглеводзв'язувальними властивостями аглютинувальних білків [66]. Негативний вплив фітолектинів на представників тваринного царства може бути обумовлений, наприклад, здатністю цих білків або зв'язуватися з клітинами кишечника (лектин листя *Glechoma hederacea*) [67], або інгібувати синтез білків у випадку рицину (RIP білок 2-го типу) [68], або ж пригнічувати ферментативну активність ( $\alpha$ -амілазний інгібітор) [64]. Потрібно зазначити, що комахи при пошкодженні ними деяких рослин можуть індукувати синтез лектинів зі специфічністю до високоманозних N-гліканів [69], дія яких, вірогідно, спрямована на захист рослинного організму.

**Роль лектинів рослин у формуванні рослинно-мікробних взаємовідносин.** Внаслідок секреції у навколишнє середовище при проростанні насіння [70] чи кореневою системою рослин [71] фітолектини можуть відігравати значну роль у формуванні взаємовідносин рослин і ґрунтових мікроорганізмів. Роль лектинів під час розвитку симбіозу між бобовою рослиною та бульбочковими бактеріями, як припускають, полягає у розпізнаванні партнерів симбіозу [72, 73], яке значною мірою залежить від вуглеводзв'язувальних властивостей аглютинувальних білків [74, 75]. Встановлено, що гемаглютиніни бобових з високою специфічністю взаємодіють з кислотними полімерами бактерійної поверхні бульбочкових бактерій та «заякорюють» останні на поверхні кореня рослини [72], сприяючи розвитку бобово-ризобіального симбіозу. Ці дані стали основою «лектинової» гіпотези розпізнавання. Сучасними дослідженнями виявлено, що у розпізнаванні партнерів симбіозу велике значення мають лектин/нуклеотидні фосфогідролази, які синтезуються в коренях деяких рослин, зокрема, *D. biflorus* і *Glycine soja* та здатні взаємодіяти з Nod-факторами гомологічних ризобій [76, 77]. Моделювання структури лектинових рецепторних кіназ дозволило припустити, що ці білки, ймовірно, також зв'язують молекули ліпохітоолігосахаридів [78]. Мутації в генах лектинових рецепторних кіназ призводять до змін активності бульбочкоутворення, що вказує на роль цих білків у формуванні симбіотичних азотфіксувальних систем. Показано, що лектиноподібний глікопротеїн PsLEC1 синтезується у бульбочках гороху [79] і бере участь у процесах, що супроводжують формування симбіосоми [80] – компартмента, де містяться бактероїди, у яких відбувається процес азотфіксації. При цьому глікопротеїн може тісно взаємодіяти з перибактероїдною мембраною і поверхнею бульбочкових бактерій [81]. Дослідження характеру експресії лектинового гена *MsLec1* рослин *Medicago sativa* також довели його важливість у формуванні симбіозу [15].

Численні експерименти на трансгенних бобових рослинах, у які інтродукували чужорідні лектинові гени, підтвердили значущість гемаглютинувальних білків при формуванні бобово-ризобіального симбіозу. Наприклад, інокуляція рослин *Lotus cornicu-*

*latus*, які містять ген лектину сої, бульбочковими бактеріями *Bradyrhizobium japonicum* (строгий симбіонт сої) спричинила формування бульбочкоподібних виростів на їхніх коренях [82]. Інтродукцією у геном небобової рослини *Oryza sativa* генів лектину гороху PSL або лектин/нуклеотидної фосфогідролази GS52 *G. soja* встановлено, що експресія PSL і GS52 суттєво покращує колонізацію корневих епідермальних клітин і волосків за умов інокуляції рослин рису *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* чи *B. japonicum*, викликаючи локальне розчинення клітинних стінок корневих волосків [83]. На основі експериментальних даних про те, що трансгенні корені червоної конюшини, які експресують лектин гороху PSL і розвивають структури, схожі на бульбочковий примордій, не лише при інокуляції рослин ризобіями, а й у разі обробки гетерологічними ліпохітоолігосахаридами, висловлено думку про здатність лектинів знижувати поріг чутливості клітин коренів рослин на дію Nod-факторів [75] – ліпохітоолігосахаридів, які синтезуються бульбочковими бактеріями і відіграють значну роль при формуванні бобово-ризобіального симбіозу [84].

Лектини бобових, які виділяються рослинами в ризосферу, можуть впливати на конкурентну здатність бульбочкових бактерій, їхню ростову активність та адгезивні властивості [85, 86]. Показано, що лектин сої може забезпечувати формування біоплівки бульбочковими бактеріями *B. japonicum* [87]. У той же час аглютинувальні білки рослин при обробці ними бульбочкових бактерій чинять значний вплив на процеси, пов'язані з респірацією мікроорганізмів [88] і синтезом ними екзогліканів [85]. Одним із шляхів дії лектинів бобових при формуванні рослинно-мікробних симбіотичних взаємовідносин може бути зміна активності бульбочкоутворення ризобіями та відновлення атмосферного азоту симбіотичною системою бобова рослина–бульбочкові бактерії [89, 90].

Відмінність між лектинами, виділеними з різних сортів одного виду бобових, у зв'язуванні окремих вуглеводів може певною мірою вплинути на функціональну здатність гемаглютининів при формуванні бобово-ризобіального симбіозу та зв'язуванні полісахаридних структур бульбочкових бактерій [4, 89].

Деякі аглютинувальні білки при взаємодії з клітинами зовнішньої частини кінчика коренів бобової рослини, наприклад, *Macroptilium atropurpureum* та каналами між епідермальними стінками в зоні його елонгації здатні інгібувати формування бульбочок специфічними ризобіями [91]. Це свідчить про можливість алелопатичної дії лектинів.

Варто відмітити, що гемаглютинувальні білки можуть брати участь у формуванні симбіозу рослин із арбускулярними мікоризними грибами [92] та в розвитку асоціативних взаємовідносин рослин і ризосферних мікроорганізмів. Так, за присутності аглютиніну зародків пшениці зростала азотфіксувальна активність бактерій *Azospirillum lipoferum* і спостерігалось посилення транскрипції низки генів, відповідальних за здатність мікроорганізмів фіксувати атмосферний азот [93]. При додаванні до культури *Azospirillum brasilense* аглютиніну зародків пшениці підвищувалися вміст індолілоцтової кислоти та екскреція амонію, а також активізувався синтез білків [94]. Фітолектини також демонструють захисний і антимутагенний ефекти на бактерії *Bacillus subtilis* за токсичної дії іонів Ni (II), активуючи клітинну репараційну систему [95].

**Перспективи вивчення ролі лектинів у життєвому циклі рослин.** Лектини – це вуглеводзв'язувальні білки, які широко розповсюджені в організмах від вірусів до людей. Вони відіграють важливу роль у процесах міжклітинного та внутрішньоклітинного розпізнавання [1, 2, 15, 72]. Взаємодіючи з вуглеводними детермінантами з високою специфічністю білки з лектиновими доменами здатні розшифровувати глікокод [96] і, як наслідок, спричиняти зміни метаболізму рослинних клітин [35, 76]. Гемаглютиніни можуть слугувати сигнальними молекулами, які при взаємодії, наприклад, з мікробними клітинами призводять до певних змін у біосинтезі низки важливих сполук для вияву фізіологічної активності мікроорганізмів [94]. Здатність фітолектинів і білків з лектиновим доменом зв'язувати, окрім вуглеводів різної складності, також похідні аденіну і амінокислоти, різні білки, зокрема ферменти, підтверджує участь гемаглютинінів у регуляторних процесах [31, 35].

Використання новітніх генетичних і молекулярно-біологічних методів протягом останнього десяти-

ліття відкрило нові можливості у вивченні фізіологічної ролі фітолектинів у життєвому циклі рослин, особливо тих її аспектів, що пов'язані із встановленням механізмів дії вуглеводзв'язувальних білків. Вивчення генів лектинів може бути важливим етапом у визначенні ролі цих білків у рослинному організмі [97]. Адже існують лектини, які синтезуються протягом певного часу в рослинній клітині [98] або містяться в рослинних тканинах у незначних кількостях [99], що становить, таким чином, певні труднощі при спробі їхнього виділення і аналізу. Експериментальні дані показали, що геном рослин може містити низку ділянок, де продукуються, як припускають, лектини чи лектиноподібні білки [79]. Використання кДНК і мікробних систем, здатних експресувати лектинові гени, дає можливість одержувати рекомбінантні лектинові молекули, вивчати їхню структуру і властивості [100].

Упродовж останніх років активно ведуться дослідження лектинових генів і структурних особливостей гемаглютинінів рослин, які є важливими не тільки для розуміння молекулярних основ розпізнавання, а й для конструювання лектинових молекул певної специфічності [7, 101]. Значну увагу вчених зосереджено на вивченні лектинових рецепторних кіназ [13, 78] і трансгенних за лектиновими генами рослин, що сприяє розкриттю механізмів дії гемаглютинінів [75] і визначенню шляхів підвищення стійкості рослин до дії фітопатогенів [102]. Залишається актуальним питання ідентифікації нових гемаглютинувальних білків рослин [103].

Хоча дослідження фітолектинів проводять протягом тривалого часу, однак їхню роль на тих чи інших етапах розвитку рослин остаточно не з'ясовано. Низка напрямків у вивченні фізіологічної активності фітолектинів потребує подальшої уваги, адже результати багатьох експериментальних робіт, основою яких є визначення кількості лектинів чи їхньої активності [53], свідчать лише про ймовірну роль цих білків у життєвому циклі рослин. Зокрема, важливим видається розкриття механізмів впливу аглютинінів рослин за дії абіотичного стресу. Поглиблене вивчення індукцибельних рослинних лектинів може мати велике значення у встановленні їхніх функціональних особливостей і участі в роботі систем, що забезпечують реалізацію адапта-

ційного потенціалу різних видів рослин. Дослідження геному рослин дало змогу виявити в ньому численні лектинові гени, значення білків-продуктів яких для рослин достеменно не відоме. Важливим з точки зору вивчення функціональної активності фітолектинів є питання стосовно ролі цих білків як екзогенного фактора, що може суттєво вплинути на фізіологічний статус рослин у контексті алелопатичного ефекту вуглеводзв'язувальних білків. Нерозкритим залишається питання про механізми пролонгованої дії фітолектинів [104].

Дослідження ролі фітолектинів у поєднанні з визначенням їхньої структури і властивостей можуть бути використані у практичній площині, наприклад, для підвищення стійкості рослин до дії стресових чинників. Отже, вивчення фітолектинів, зокрема, їхньої ролі у різних процесах протягом життєвого циклу рослин має надзвичайно велике значення з огляду на поширеність цих білків у рослинах і значущість білково-вуглеводних взаємодій на різних рівнях і етапах росту та розвитку рослин.

N. V. Kovalchuk<sup>1, 3</sup>, N. M. Melnykova<sup>2</sup>, L. I. Musatenko<sup>3</sup>

Role of phytolectin in the life cycle of plants

<sup>1</sup>Australian Centre for Plant Functional Genomics,  
The University of Adelaide  
PMB 1, Glen Osmond, SA 5604, Australia

<sup>2</sup>Institute of Plant Physiology and Genetics, NAS of Ukraine  
31/17, Vasylkivska Str., Kyiv, Ukraine, 03022

<sup>3</sup>M. G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine  
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, Ukraine, 01601

Summary

*In the review the basic properties of plant lectins and their physiological role in the life cycle of plants are considered. There are data on the current state of the researches of phytolectins and lectin-like proteins as well as designation of the main directions of further study on the functioning of these proteins in the plant physiological processes.*

*Keywords: phytolectins, carbohydrate binding properties, physiological role, life cycle.*

Н. В. Ковальчук, Н. Н. Мельникова, Л. И. Мусатенко

Роль фитолектинов в процессах жизнедеятельности растений

Резюме

*В обзоре освещены основные свойства растительных лектинов и обобщены литературные данные по физиологической роли этих белков в жизненном цикле растений. Уделено внимание современным исследованиям фитолектинов и лектиноподобных белков, а также очерчены основные направления дальнейшего изучения*

*функционирования гемагглютининов в физиологических процессах растений.*

*Ключевые слова: фитолектины, углеводсвязывающие свойства, физиологическая роль, жизненный цикл.*

## REFERENCES

1. Antonyuk V. O. Lectins and their stock sources.—Lviv: Kwart, 2005.—554 p.
2. Lutsyk M. D., Panasyuk E. N., Lutsyk A. D. Lectins.—Lviv: Vyshcha Shkola, 1984.—155 p.
3. Hori K., Matsubara K., Miyazawa K. Primary structure of two hemagglutinins from the marine red alga, *Hyppnea japonica* // Biochim. Biophys. Acta.—2000.—**1474**, N 2.—P. 226–236.
4. Kosenko L. V. Comparative characteristics of carbohydrate binding by lectins from broad bean, pea, common vetch, and lentil seeds // Russ. J. Plant Physiol.—2002.—**49**, N 5.—P. 641–646.
5. Sreevidya V. S., Hernandez-Oane R. J., So R. B., Sullia S. B., Stacey G., Ladha J. K., Reddy P. M. Expression of the legume symbiotic lectin genes *psl* and *gs52* promotes rhizobial colonization of roots in rice // Plant Sci.—2005.—**169**, N 4.—P. 726–736.
6. Loris R., Hamelryck T., Bouckaert J., Wyns L. Legume lectin structure // Biochim. Biophys. Acta.—1998.—**1383**, N 1.—P. 9–36.
7. Prataj J. V., Jeyaprakash A. A., Rani P. G., Sekar K., Suroliya A., Vijayan M. Crystal structures of artocarpin, a *Moraceae* lectin with mannose specificity, and its complex with methyl-alpha-D-mannose: implications to the generation of carbohydrate specificity // J. Mol. Biol.—2002.—**317**, N 2.—P. 237–247.
8. Bogoeva V. P., Radeva M. A., Atanasova L. Y., Stoitsova S. R., Boteva R. N. Fluorescence analysis of hormone binding activities of wheat germ agglutinin // Biochim. Biophys. Acta.—2004.—**1698**, N 2.—P. 213–218.
9. Delatorre P., Rocha B. A., Souza E. P., Oliveira T. M., Bezerra G. A., Moreno F. B., Freitas B. T., Santi-Gadelha T., Sampaio A. H., Azevedo W. F. Jr., Cavada B. S. Structure of a lectin from *Canavalia gladiata* seeds: new structural insights for old molecules // BMC Struct. Biol.—2007.—**7**.—P. 52.
10. Roopashree S., Singh S. A., Gowda L. R., Rao A. G. Dual-function protein in plant defence: seed lectin from *Dolichos biflorus* (horse gram) exhibits lipoxygenase activity // Biochem J.—2006.—**395**, N 3.—P. 629–639.
11. Osborn T. C., Burrow M., Bliss F. A. Purification and characterization of arcelin seed protein from common bean // Plant Physiol.—1988.—**86**, N 2.—P. 399–405.
12. Peumans W. J., Van Damme E. J. Lectins as plant defence proteins // Plant Physiol.—1995.—**109**, N 2.—P. 347–352.
13. Herve C., Serres J., Dabos P., Camut H., Barre A., Rouge P., Lescurre B. Characterization of the *Arabidopsis* lecRK-a genes: members of a superfamily encoding putative receptors with an extracellular domain homologous to legume lectins // Plant Mol. Biol.—1999.—**39**, N 4.—P. 671–682.
14. O'Donoghue E. M., Somerweld S. D., Watson L. M., Brummell D. A., Hunter D. A. Galactose metabolism in cell walls of opening and senescing petunia petals // Planta.—2009.—**229**, N 3.—P. 709–721.
15. Brill L. M., Fujshiga N. A., Hackworth C. A., Hirsch A. M. Expression of MsLEC1 transgenes in alfalfa plants causes symbiotic abnormalities // Mol. Plant Microbe Interact.—2004.—**17**, N 1.—P. 16–26.
16. Van Damme E. J., Lannoo N., Fouquaert E., Peumans W. J. The identification of inducible cytoplasmic/nuclear carbohydrate-

- binding proteins urges to develop novel concepts about the role of plant lectins // *Glycoconj. J.*—2004.—**20**, N 7–8.—P. 449–460.
17. Talbot C. F., Etzler M. E. Development and distribution of *Dolichos biflorus* lectin as measured by radioimmunoassay // *Plant Physiol.*—1978.—**61**, N 5.—P. 847–850.
  18. Nsimba-Lubaki M., Peumans W. J. Seasonal fluctuations of lectins in barks of elderberry (*Sambucus nigra*) and black locust (*Robinia pseudoacacia*) // *Plant Physiol.*—1986.—**80**, N 3.—P. 747–751.
  19. Oliveira J. T. A., Moraes S. M. D., Cavada B. S., Moreira R. A., Vasconcelos I. M. Protein and lectin mobilization during *Erythrina velutina* forma aurantiaca seed germination and seedling growth in the dark // *Revista Brasil. Fisiol. Vegetal.*—1998.—**10**, N 1.—P. 25–30.
  20. Kittur F. S., Lalgondar M., Yu H. Y., Bevan D. R., Esen A. Maize beta-glucosidase-aggregating factor is a polyspecific jacalin-related chimeric lectin, and its lectin domain is responsible for beta-glucosidase aggregation // *J. Biol. Chem.*—2007.—**282**, N 10.—P. 7299–7311.
  21. Ueda H., Fukushima H., Hatanaka Y., Ogawa H. Solubility insolubility interconversion of sophoragrin, a mannose/glucose-specific lectin in *Sophora japonica* (Japanese pagoda tree) bark, regulated by the sugar-specific interaction // *Biochem. J.*—2004.—**382**, Pt 3.—P. 821–829.
  22. Mishkind M., Keegstra K., Palevitz B. Distribution of wheat germ agglutinin in young wheat plants // *Plant Physiol.*—1980.—**66**, N 5.—P. 950–955.
  23. Esteban R., Dopico B., Munoz F. J., Romo S., Labrador E. A seedling specific vegetative lectin gene is related to development in *Cicer arietinum* // *Physiol. Plant.*—2002.—**114**, N 4.—P. 619–626.
  24. Bezrukova M. V., Lubyanova A. R., Fatkhutdinova R. A. The involvement of wheat and common bean lectins in the control of cell division in the root apical meristems of various plant species // *Russ. J. Plant Physiol.*—2011.—**58**, N 1.—P. 174–180.
  25. Wolters H., Jurgens G. Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development // *Nat. Rev. Genet.*—2009.—**10**, N 5.—P. 305–317.
  26. Borrebaeck C. A., Linsefors L. Hormonal regulation of the lectin biosynthesis in callus culture of the *Phaseolus vulgaris* // *Plant Physiol.*—1985.—**79**, N 3.—P. 659–662.
  27. Shakirova F. M., Avalbaev A. M., Bezrukova M. V., Gimalov F. R. Induction of wheat germ agglutinin synthesis by abscisic and gibberellic acids in roots of wheat seedlings // *Plant Growth Reg.*—2001.—**33**, N 2.—P. 111–115.
  28. James D. W., Ghosh M., Etzler M. E. Production of a lectin in tissue cultures of *Dolichos biflorus* // *Plant Physiol.*—1985.—**77**, N 3.—P. 630–634.
  29. Bezrukova M. V., Aval'baev A. M., Kil'dibekova A. R., Fatkhutdinova R. A., Shakirova F. M. Interaction of wheat lectin with 24-epibrassinolide in the regulation of cell division in wheat roots // *Dokl. Biol. Sci.*—2002.—**387**, N 1–6.—P. 533–535.
  30. Meyer A., Rypniewski W., Szymanski M., Voelter W., Barciszewski J., Betzel C. Structure of mistletoe lectin I from *Viscum album* in complex with the phytohormone zeatin // *Biochim. Biophys. Acta.*—2008.—**1784**, N 11.—P. 1590–1595.
  31. Xiang Y., Song M., Wei Z., Tong J., Zhang L., Xiao L., Ma Z., Wang Y. A jacalin-related lectin-like gene in wheat is a component of the plant defence system // *J. Exp. Bot.*—2011.—**62**, N 15.—P. 5471–5483.
  32. Zhu-Salzman K., Salzman R. A., Koishi H., Murdock L. L., Bresnan R. A., Hasegawa P. M. Ethylene negatively regulates local expression of plant defense lectin genes // *Physiol. Plant.*—1998.—**104**, N 3.—P. 365–372.
  33. Hoson T., Masuda Y., Sone Y., Misaki A. Xyloglucan antibodies inhibit auxin-induced elongation and cell wall loosening of Azuki bean epicotyls but not of oat coleoptiles // *Physiol. Plant.*—1991.—**96**, N 2.—P. 551–557.
  34. Hoson T., Masuda Y. Effect of lectins on auxin-induced elongation and wall loosening in oat coleoptile and azuki bean epicotyl segments // *Physiol. Plant.*—1987.—**71**, N 1.—P. 1–8.
  35. Barre A., Herve C., Lescure B., Rouge P. Lectin receptor kinases in plants // *Crit. Rev. Plant Sci.*—2002.—**21**, N 4.—P. 379–399.
  36. Deng K., Wang Q., Zeng J., Guo X., Zhao X., Tang D., Liu X. A lectin receptor kinase positively regulates ABA response during seed germination and is involved in salt and osmotic stress response // *J. Plant Biol.*—2009.—**52**, N 6.—P. 493–500.
  37. Xin Z., Wang A., Yang G., Gao P., Zheng Z. L. The *Arabidopsis* A4 subfamily of lectin receptor kinases negatively regulates abscisic acid response in seed germination // *Plant Physiol.*—2009.—**149**, N 1.—P. 434–444.
  38. Aleksidze G. Ya., Litvinov A. I., Vyskrebentseva E. I. The model of Calvin cycle enzyme organization on thylakoid membranes with the involvement of the photosystem I lectin // *Russ. J. Plant Physiol.*—2002.—**49**, N 1.—P. 137–141.
  39. Nagano A. J., Fukao Y., Fujiwara M., Hara-Nishimura I. Antagonistic jacalin-related lectins regulate the size of ER body-type beta-glucosidase complexes in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.*—2008.—**49**, N 6.—P. 969–980.
  40. Young M. N., Oomen R. P. Analysis of sequence variation among legume lectins. A ring of hypervariable residues forms the perimeter of the carbohydrate-binding site // *J. Mol. Biol.*—1992.—**228**, N 3.—P. 924–934.
  41. Owens R. A., Blackburn M., Ding B. Possible involvement of the phloem lectin in long-distance viroid movement // *Mol. Plant Microbe Interact.*—2001.—**14**, N 7.—P. 905–909.
  42. Gomez G., Pallas V. A long-distance translocatable phloem protein from cucumber forms a ribonucleoprotein complex *in vivo* with Hop stunt viroid RNA // *J. Virol.*—2004.—**78**, N 18.—P. 10104–10110.
  43. Gomez G., Torres H., Pallas V. Identification of translocatable RNA-binding phloem proteins from melon, potential components of the long-distance RNA transport system // *Plant J.*—2005.—**41**, N 1.—P. 107–116.
  44. Beneteau J., Renard D., Marche L., Douville E., Lavenant L., Rahbe Y., Dupont D., Vilaine F., Dinant S. Binding properties of the N-acetylglucosamine and high-mannose N-glycan PP2-A1 phloem lectin in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.*—2010.—**153**, N 3.—P. 1345–1361.
  45. Matveeva N., Lazareva E., Klyushnik T., Zozulya S., Ermakov I. Lectins of the *Nicotiana tabacum* pollen grain walls stimulating *in vitro* pollen germination // *Russ. J. Plant Physiol.*—2007.—**54**, N 5.—P. 619–625.
  46. Wan J., Patel A., Mathieu M., Kim S. Y., Xu D., Stacey G. A lectin receptor-like kinase is required for pollen development in *Arabidopsis* // *Plant Mol. Biol.*—2008.—**67**, N 5.—P. 469–482.
  47. Kovalchuk N. V., Musatenko L. I. Lectins during seed development // *Reports Nat. Acad. Sci. Ukraine.*—2000.—N 7.—P. 169–173.
  48. Komarova E. N. Lectins of stem apices of *Rudbeckia* and *Perilla* plants during the transition to flowering under effect of photoperiodical induction // *Appl. Biochem. Microbiol.*—1998.—**34**, N 1.—P. 101–105.
  49. Priem B., Gross K. C. Mannosyl- and xylosylcontaining glycans promote tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit ripening // *Plant Physiol.*—1992.—**98**, N 1.—P. 399–401.
  50. Yunovitz H., Gross K. C. Delay of tomato fruit ripening by an oligosaccharide N-glycan. Interactions with IAA, galactose and lectins // *Physiol. Plant.*—1994.—**90**, N 1.—P. 152–156.
  51. Chrispeels M. J., Greenwood J. S. Heat stress enhances phytohemagglutinin synthesis but inhibits its transport out of the



- endoplasmic reticulum // *Plant Physiol.*—1987.—**83**, N 4.—P. 778–784.
52. Fouquaert E., Peumans W. J., Smith D. F., Proost P., Savvides S. N., Van Damme E. J. The «old» *Euonymus europaeus* agglutinin represents a novel family of ubiquitous plant proteins // *Plant Physiol.*—2008.—**147**, N 3.—P. 1316–1324.
  53. Komarova E. N., Vyskrebentseva E. I., Trunova T. I. Activity of lectin-like proteins of the cell walls and the outer organelle membranes as related to endogenous ligands in cold-adapted seedlings of winter wheat // *Russ. J. Plant Physiol.*—2003.—**50**, N 4.—P. 455–460.
  54. Garaeva L. D., Pozdeeva S. A., Timofeeva O. A., Khokhlova L. P. Cell-wall lectins during winter wheat cold hardening // *Russ. J. Plant Physiol.*—2006.—**53**, N 6.—P. 746–750.
  55. Bezrukova M., Kildibekova A., Shakirova F. WGA reduces the level of oxidative stress in wheat seedlings under salinity // *Plant Growth Reg.*—2008.—**54**, N 3.—P. 195–201.
  56. Broekaert W. F., van Parijs J., Leys F., Joos H., Peumans W. J. A chitin-binding lectin from stinging nettle rhizomes with antifungal properties // *Science.*—1989.—**245**, N 4922.—P. 1100–1102.
  57. Ciopruga J., Gozia O., Tudor R., Brezuica L., Doyle R. J. *Fusarium* sp. growth inhibition by wheat germ agglutinin // *Biochim. Biophys. Acta.*—1999.—**1428**, N 2–3.—P. 424–432.
  58. Brambl R., Gade W. Plant seed lectins disrupt growth of germinating fungal spores // *Physiol. Plant.*—1985.—**64**, N 3.—P. 402–408.
  59. Does M. P., Houterman P. M., Dekker H. L., Cornelissen B. J. C. Processing, targeting, and antifungal activity of stinging nettle agglutinin in transgenic tobacco // *Plant Physiol.*—1999.—**120**, N 2.—P. 421–431.
  60. Rozhnova N. A., Gerashchenkov G. A., Babosha A. V. The effect of arachidonic acid and viral infection on the phytohemagglutinin activity during the development of tobacco acquired resistance // *Russ. J. Plant Physiol.*—2003.—**50**, N 5.—P. 661–665.
  61. Kanzaki H., Saitoh H., Takahashi Y., Berberich T., Ito A., Kamoun S., Terauchi R. NbLRK1, a lectin-like receptor kinase protein of *Nicotiana benthamiana*, interacts with *Phytophthora infestans* INF1 elicitor and mediates INF1-induced cell death // *Planta.*—2008.—**228**, N 6.—P. 977–987.
  62. Sprawka L., Golawska S. Effect of the lectin PHA on the feeding behavior of the grain aphid // *J. Pest Sci.*—2010.—**83**, N 2.—P. 149–155.
  63. Osborni T. C., Alexander D. C., Sun S. S., Cardona C., Bliss F. A. Insecticidal activity and lectin homology of arcelin seed protein // *Science.*—1988.—**240**, N 4849.—P. 207–210.
  64. Moreno J., Altabella T., Chrispeels M. J. Characterization of alpha-amylase-inhibitor, a lectin-like protein in the seeds of *Phaseolus vulgaris* // *Plant Physiol.*—1990.—**92**, N 3.—P. 703–709.
  65. Fakhoury A. M., Woloshuk C. P. Inhibition of growth of *Aspergillus flavus* and fungal alpha-amylases by a lectin-like protein from *Lablab purpureus* // *Mol. Plant Microbe Interact.*—2001.—**14**, N 8.—P. 955–961.
  66. Sadeghi A., Van Damme E. J., Peumans W. J., Smaghe G. Deterrent activity of plant lectins on cowpea weevil *Callosobruchus maculatus* (F.) oviposition // *Phytochemistry.*—2006.—**67**, N 18.—P. 2078–2084.
  67. Wang W., Hause B., Peumans W. J., Smaghe G., Mackie A., Fraser R., van Damme E. J. The Tn antigen-specific lectin from ground ivy is an insecticidal protein with an unusual physiology // *Plant Physiol.*—2003.—**132**, N 3.—P. 1322–1334.
  68. Citores L., Ferreras J. M., Iglesias R., Carbajales M. L., Arias F. J., Jimenez P., Rojo M. A., Girbes T. Molecular mechanism of inhibition of mammalian protein synthesis by some four chain agglutinins. Proposal of an extended classification of plant ribosome inactivating proteins (rRNA N-glycosidases) // *FEBS Lett.*—1993.—**329**, N 1–2.—P. 59–62.
  69. Subramanyam S., Smith D. F., Clemens J. C., Webb M. A., Sardesai N., Williams C. E. Functional characterization of HFR1, a high-mannose N-glycan-specific wheat lectin induced by Hessian fly larvae // *Plant Physiol.*—2008.—**147**, N 3.—P. 1412–1426.
  70. Fountain D. W., Foard D. E., Replogle W. D., Yang W. K. Lectin release by soybean seeds // *Science.*—1977.—**197**, N 4309.—P. 1185–1187.
  71. Kjemtrup S., Borkhsenius O., Raikhel N. V., Chrispeels M. J. Targeting and release of phytohemagglutinin from the roots of bean seedlings // *Plant Physiol.*—1995.—**109**, N 2.—P. 603–610.
  72. Dazzo F. B., Truchet G. L. Interactions of lectins and their saccharide receptors in the *Rhizobium*-legume symbiosis // *J. Membr. Biol.*—1983.—**73**, N 1.—P. 1–16.
  73. van Rhijn P., Fujishige N. A., Lim P. O., Hirsch A. M. Sugar-binding activity of pea lectin enhances heterologous infection of transgenic alfalfa plants by *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* // *Plant Physiol.*—2001.—**126**, N 1.—P. 133–144.
  74. Baimiev A. Kh., Gubaidullin I. I., Chemeris A. V., Vakhitov V. A. Contribution of lectin sugar-binding peptides structure determines specificity of rhizobium-legume symbiosis in *Galega orientalis* and *Galega officinalis* // *Mol. Biol. (Mosk).*—2005.—**39**, N 1.—P. 103–111.
  75. Diaz C. L., Spaik H. P., Kijne J. W. Heterologous rhizobial lipochitin oligosaccharides and chitin oligomers induce cortical cell divisions in red clover roots, transformed with the pea lectin gene // *Mol. Plant Microbe Interact.*—2000.—**13**, N3.—P. 268–276.
  76. Etzler M. E., Kalsi G., Ewing N. N., Roberts N. J., Day B. R., Murphy J. B. A nod factor binding lectin with apyrase activity from legume roots // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.*—1999.—**96**, N 10.—P. 5856–5861.
  77. Govindarajulu M., Kim S. Y., Libault M., Berg R. H., Tanaka K., Stacey G., Taylor C. G. GS52 ecto-apyrase plays a critical role during soybean nodulation // *Plant Physiol.*—2009.—**149**, N 2.—P. 994–1004.
  78. Navarro-Gochicoa M. T., Camut S., Timmers A. C., Niebel A., Herve C., Boutet E., Bono J. J., Imberty A., Cullimore J. V. Characterization of four lectin-like receptor kinases expressed in roots of *Medicago truncatula*. Structure, location, regulation of expression, and potential role in the symbiosis with *Sinorhizobium meliloti* // *Plant Physiol.*—2003.—**133**, N 4.—P. 1893–1910.
  79. Kardailsky I. V., Sherrier D. J., Brewin N. J. Identification of a new pea gene, *PsNlec1*, encoding a lectin-like glycoprotein isolated from the symbiosomes of root nodules // *Plant Physiol.*—1996.—**111**, N 1.—P. 49–60.
  80. Sherrier D. J., Borisov A. Y., Tikhonovich I. A., Brewin N. J. Immunocytological evidence for abnormal symbiosome development in nodules of the pea mutant line Sprint2Fix<sup>-</sup> (*sym31*) // *Protoplasma.*—1997.—**199**, N 1–2.—P. 57–68.
  81. Bolanos L., Redondo-Nieto M., Rivilla R., Brewin N. J., Bonilla I. Cell surface interactions of *Rhizobium bacteroids* and other bacterial strains with symbiosomal and peribacteroid membrane components from pea nodules // *Mol. Plant Microbe Interact.*—2004.—**17**, N 2.—P. 216–223.
  82. van Rhijn P., Goldberg R. B., Hirsch A. M. *Lotus corniculatus* nodulation specificity is changed by the presence of a soybean lectin gene // *Plant Cell.*—1998.—**10**, N 8.—P. 1233–1250.

83. Sreevidya V., Hernandez-Oane R., So R., Sullia S., Stacey G., Ladha J., Reddy P. Expression of the legume symbiotic lectin genes and promotes rhizobial colonization of roots in rice // *Plant Sci.*—2005.—**169**, N 4.—P. 726–736.
84. D'Haese W., Holsters M. Nod factor structures, responses, and perception during initiation of nodule development // *Glycobiology.*—2002.—**12**, N 6.—P. 79R–105R.
85. Kosenko L. V., Mandrovskaya N. M. Influence of pea lectin on growth of pea microsymbiont and exoglycans biosynthesis // *Microbiology (Russia).*—1998.—**67**, N 5.—P. 626–630.
86. Lodeiro A. R., Lopez-Garcia S. L., Vazquez T.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.
87. Perez-Gimenez J., Mongiardini E. J., Althabegoiti M. J., Quelas J. I., Lopez-Garcia S. L., Lodeiro A. R. Soybean lectin enhances biofilm formation by *Bradyrhizobium japonicum* in the absence of plants // *Int. J. Microbiol.*—2009.—**2009**—ID 719367, 8 p.
88. Martinez C. R., Albertini A. V. P., Figueirdo M. V. B., Silva V. L., Sampaio A. H., Cavada B. S., Lima-Filho J. L. Respiratory stimulus in *Rhizobium* sp. by legume lectins // *World J. Microbiol. Biotechnol.*—2004.—**20**, N 1.—P. 77–83.
89. Melnykova N. M., Kovalchuk N. V., Kots S. Ya., Musatenko L. I. Influence of soybean seeds lectins on the legume-rhizobium symbiosis formation and functioning // *Fiziol. Biokhim. Cult. Plants.*—2009.—**41**, N 5.—P. 439–446.
90. Halverson L. J., Stacey G. Effect of lectin on nodulation by wild-type *Bradyrhizobium japonicum* and a nodulation-defective mutant // *Appl. Environ. Microbiol.*—1986.—**51**, N 4.—P. 753–760.
91. Ridge R. W., Rolfe B. G. Lectin binding to the root and root hair tips of the tropical legume *Macroptilium atropurpureum* Urb. // *Appl. Environ. Microbiol.*—1986.—**51**, N 2.—P. 328–332.
92. Frenzel A., Manthey K., Perlick A. M., Meyer F., Puhler A., Kuster H., Krajinski F. Combined transcriptome profiling reveals a novel family of arbuscular mycorrhizal-specific *Medicago truncatula* lectin genes // *Mol. Plant Microbe Interact.*—2005.—**18**, N 8.—P. 771–782.
93. Karpati E., Kiss P., Ponyi T., Fendrik I., de Zamaroczy M., Orosz L. Interaction of *Azospirillum lipoferum* with wheat germ agglutinin stimulates nitrogen fixation // *J. Bacteriol.*—1999.—**181**, N 13.—P. 3949–3955.
94. Antonyuk L. P., Ignatov V. V. The role of wheat germ agglutinin in plant–bacteria interactions: a hypothesis and the evidence in its support // *Russ. J. Plant Physiol.*—2001.—**48**, N 3.—P. 364–369.
95. Karpova I. S., Koretskaya N. V. Study on modifying action of lectins on the toxic and mutagenic effects of Ni (II) ions in *Bacillus subtilis* culture // *Biopolym. Cell.*—2003.—**19**, N 3.—P. 224–230.
96. Rudiger H., Gabius H. J. Plant lectins: occurrence, biochemistry, functions and applications // *Glycoconj. J.*—2001.—**18**, N 8.—P. 589–613.
97. Qureshi I. A., Dash P. K., Srivastava P. S., Koundal K. R. Isolation and characterization of a lectin gene from seeds of chickpea (*Cicer arietinum* L.) // *DNA Seq.*—2007.—**18**, N 3.—P. 196–202.
98. Chen Y., Peumans W. J., Hause B., Bras J., Kumar M., Proost P., Barre A., Rouge P., van Damme E. J. Jasmonate methyl ester induces the synthesis of a cytoplasmic/nuclear chitoooligosaccharide-binding lectin in tobacco leaves // *FASEB J.*—2002.—**16**, N 8.—P. 905–907.
99. Grunwald I., Heinig I., Thole H. H., Neumann D., Kahmann U., Kloppstech K., Gau A. E. Purification and characterization of a jacalin-related, coleoptile specific lectin from *Hordeum vulgare* // *Planta.*—2007.—**226**, N 1.—P. 225–234.
100. Jiang J. F., Han Y., Xing L. J., Xu Y. Y., Xu Z. H., Chong K. Cloning and expression of a novel cDNA encoding a mannose-specific jacalin-related lectin from *Oryza sativa* // *Toxicon.*—2006.—**47**, N 1.—P. 133–139.
101. Baimiev Al. Kh., Gubaidullin I. I., Baimiev An. Kh., Chemeris A. V. The effects of natural and hybrid lectins on the legume-rhizobium interactions // *Appl. Biochem. Microbiol.*—2009.—**45**, N 1.—P. 74–80.
102. Nagadhara D., Ramesh S., Pasalu I. C., Rao Y. K., Sarma N. P., Reddy V. D., Rao K. V. Transgenic rice plants expressing the snowdrop lectin gene (*gna*) exhibit high-level resistance to the whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera*) // *Theor. Appl. Genet.*—2004.—**109**, N 7.—P. 1399–1405.
103. Lin P., Ye X., Ng T. Purification of melibiose-binding lectins from two cultivars of chinese black soybeans // *Acta Biochim Biophys. Sin (Shanghai).*—2008.—**40**, N 12.—P. 1029–1038.
104. Krugova O. D., Mandrov'ska N. M., Kyrychenko O. V. Effect of exogenous lectin on the endogenous lectin activity and the activity of antioxidant enzymes and flavonoid content in wheat // *Ukr. Biokhim. Zh.*—2006.—**78**, N 2.—P. 106–112.

Received 22.01.12