

УДК 581.557:579.22

Д. М. СЫТНИКОВ^{1,2}, к.б.н., ст. научный сотрудник¹ Институт ботаники имени Н. Г. Холодного НАН Украины,
отдел фитогормонологии,

ул. Терещенковская, 2, Киев, 01601, Украина

² Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,

Биотехнологический научно-учебный центр,

ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, e-mail: sytnikov@list.ru

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ЛЕКТИНОВ
В УСЛОВИЯХ СИМБИОЗА «СОЯ – КЛУБЕНЬКОВЫЕ БАКТЕРИИ»**

Обобщены литературные данные и результаты собственных исследований, посвященных изучению физиологического значения лектинов растений. Обсуждается вопрос о возможной роли этих белков в процессах фотосинтеза, а также становления и функционирования симбиоза растений сои (*Glycine max* (L.) Merrill) с клубеньковыми бактериями (*Bradyrhizobium japonicum*).

Ключевые слова: лектины, *Glycine max.*, *Bradyrhizobium japonicum*, соево-ризобийный симбиоз.

Представления о распространении лектинов, их строении, роли в жизнедеятельности организмов и возможных аспектах практического применения в последние годы значительно расширились. В своё время мощным стимулом в развитии науки-лектинологии послужили работы М. М. Бюргера [50], вскрывшие важную роль лектиновых рецепторов в механизмах межклеточного узнавания. Присутствие в молекулах лектинов специфических центров связывания обеспечивает их взаимодействие с клетками про- и эукариотов [21, 27, 28, 42]. Эти белки обладают широким спектром биологической активности в отношении различных организмов и вовлечены в физиологические процессы у разнообразных форм живой материи [2, 16, 28, 35, 42, 52].

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 базируются на наличии в их составе углеводсвязывающих доменов, однако окончательное решение вопроса о функциональном значении этих белков для жизнедеятельности растений по-прежнему остаётся дискуссионным. Цель работы – обобщение литературных данных и результатов собственных исследований, посвященных изучению физиологической роли лектинов сои, в частности, в ходе функционирования её симбиотического аппарата.

Белки, обладающие лектиновой активностью, присутствуют в различных органах растения, включая стебель, листья, корни, клубни, луковицы, корневище [2, 34, 42], а также корневые клубеньки [11, 23, 34, 48] и генеративные органы [5, 6, 15]. Содержание и локализация лектинов могут изменяться в широких пределах, а их активность в растении зависит от биотических и абиотических воздействий внешней среды [9, 10, 14, 20, 34, 39].

В основе биологической активности лектинов лежит феномен обратимого взаимодействия их с углеводами, который определяет различные типы биологических реакций [21]. Для лектинов характерно явление множественности молекулярных форм, то есть наличие изолектинов в одном организме, что тесно связано с четвертичной структурой белка. Отдельным видом множественности форм лектинов является присутствие в одном растении нескольких лектинов с различной углеводной (иммунохимической) специфичностью, которые кодируются разными, но родственными генами, в частности у бобовых (*Glycine max* (L.) Merr., *Phaseolus vulgaris* L., *Vicia cracca* L., *Griffonia simplicifolia* (Vahl. ex DC) Baill. и другие) [2, 21, 24, 25, 55]. Биологический смысл разного рода изменений динамики активности лектинов и их отличий по углеводной специфичности на примере отдельных видов из разных систематических групп не до конца изучен, в то же время очевидно, что эти явления имеют определенное физиологическое значение в жизнедеятельности всех растительных организмов.

Лектины не имеют единых структурных особенностей. У бобовых эти белки, как правило, состоят из двух или четырех субъединиц с молекулярной массой 25 000 – 30 000 Да, содержащих по одному углеводсвязывающему сайту [60, 64]. Лектины могут взаимодействовать как с моно- так и с олигосахаридами, а также с остатками углеводов, присутствующих в сложных органических веществах – гликопротеидах, полисахаридах, гликозидах. К началу 80-х гг. прошлого века была установлена углеводная специфичность большого количества лектинов семян бобовых, однако до настоящего времени не были идентифицированы бесспорные физиологические углеводные лиганды для этих белков [55].

Большинство изученных лектинов бобовых являются гликопротеинами, исключение составляют лектины гороха и арахиса, не имеющие в своем составе углеводной части. Количество углеводов у различных лектинов колеблется в широких пределах – от 3 до 80 %, в типичных случаях составляя 3–10 %. При этом известно, что их углеводный компонент не имеет большого значения для проявления биологической активности [21, 38].

Лектины бобовых демонстрируют поразительную гомологичность при существенном количестве инвариантных остатков аминокислот, многие из которых связаны с металлами [16, 42]. Исследование гибридизации ДНК и применение методики секвенирования нуклеиновых кислот для изучения гомологии лектинов бобовых подтвердило предположение об их происхождении от единого предкового гена [16]. Аминокислотный состав лектинов, выделенных из эволюционно отдаленных организмов может существенно различаться. Лектины разделяют на две группы: с незначительным содержанием (до 2 %) или полным отсутствием и с высоким содержанием (17–20 %) полуцистина [21]. В первую группу входят лектины бобовых. Аминокислотный состав их характеризуется также высоким содержанием оксиаминокислот серина и треонина.

Определена нуклеотидная последовательность фрагментов гена лектина у представителей бобовых растений из 20 видов и 17 родов. Показано, что углеводсвязывающий домен характеризуется высокой вариабельностью из-за многочисленных замещений и вставок [46]. Кроме того, результаты по изучению гена химерного лектина *Bauhinia purpurea*, экспрессируемого в *Escherichia coli*, также свидетельствуют о наличии у лектинов бобовых «вариабельного связывающего сайта», который определяет их специфичность по отношению к углеводным остаткам [45].

Определён аминокислотный состав большого количества лектинов бобовых растений, что даёт возможность путём компьютерного моделирования изучать трёхмерную структуру этих белков и их взаимодействие со специфическими углеводными молекулами. Углеводная специфичность и четвертичная структура белков в значительной степени отличаются, несмотря на их большую схожесть на уровне аминокислотных последовательностей и третичной структуры [60]. Четвертичная структура играет роль в специфичности лектинов и, возможно, во взаимодействии между некоторыми лектинами бобовых и производными растительных гормонов [51, 59]. Установлено, что лектин, выделенный из корней долихоса, в дополнение к своей углеводсвязывающей проявляет также фосфатазную активность. При анализе аминокислотной последовательности этого лектина не было обнаружено сходства с таковой у других лектинов, что позволило авторам говорить о существовании нового их класса [55].

Относительно классификации лектинов растений единого мнения до сих пор не существует. По структурным особенностям их предложено разделять на четыре класса [57]: лектины бобовых; лектины с хитинсвязывающим доменом; белки RIPs, инактивирующие рибосомы; маннозоспецифичные лектины однодольных. В основу других классификаций положены следующие принципы: соотношение белка и углеводов в молекуле лектина; валентность и число субъединиц; наличие функциональных и структурных доменов; углеводная специфичность; происхождение; функциональная и биологическая активность; антигенная специфичность в отношении эритроцитов, лимфоцитов и других биологических объектов [35].

Известные и предполагаемые функции растительных лектинов условно разделяют 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 межклеточный сигналинг; регуляция деления, растяжения и дифференцировки клеток; стимуляция прорастания и регуляторная роль в эмбриогенезе семян; защитная и транспортная функции), а также некоторые другие [16, 17, 24, 35, 40, 42]. При этом показано, что реализация отдельных функций лектинов растений может носить как специфический, так и неспецифический характер [10, 39].

Лектины рассматривают как компонент молекулярно-химического взаимодействия, лежащего в основе формирования симбиотических структур [3, 17, 27, 38]. Начиная с 80-х гг. XX века исследования показывают, что кооперирование партнеров на ранних этапах симбиоза происходит с участием лектинов растений и поверхностно локализованных полисахаридов микроорганизмов [44, 63, 65, 67]. Лектины участвуют в адсорбции клубеньковых бактерий на корнях растений [22, 66], наряду с флавоноидами и другими веществами эти белки включаются в систему распознавания партнерами симбиоза друг друга [55, 56, 58, 61, 62]. Результаты многолетних исследований по проблеме взаимодействия бобовых растений и клубеньковых бактерий при формировании бобово-ризобияльного симбиоза, а также функциональных особенностей гемагглютинирующих белков бобовых, позволяют заключить, что лектины принимают активное участие в ряде физиологических процессов, сопровождающих симбиотические взаимоотношения макро- и микросимбионтов [3, 17, 18, 27]. Фитолектины рассматриваются

также в качестве одного из важных факторов эффективного симбиоза, который предложено учитывать при разработке и внедрении новых подходов к управлению продукционным процессом у бобовых растений, в частности у сои [36, 68].

Известно, что эффективность функционирования симбиотических систем бобовых с клубеньковыми бактериями при отсутствии минерального азота в субстрате выращивания растений, прежде всего, определяется активностью штамма инокулянта [38]. Показано [33], что на 10-е сутки после всходов в корнях растений, семена которых инокулировали активным штаммом *Bradyrhizobium japonicum* 634б, показатели лектиновой активности возрастали. Лектиновая активность корней проростков, инокулированных неактивным штаммом *B. japonicum* 604к, напротив, снижалась. Изменение лектиновой активности белковых экстрактов, выделенных из проростков, может свидетельствовать о специфическом ответе растения на инокуляцию штаммами различной активности. Внесение в среду выращивания растений минерального азота приводило на 10-е сутки после появления всходов к снижению лектиновой активности корней почти во всех вариантах. Поскольку известно, что высокая концентрация нитрата не влияет на уровень экспрессии гена лектина в корнях [49], ингибирующее влияние азотного фона может быть связано с изменением секреции этого белка [53]. Предполагают, что минеральный азот не ингибирует синтез и накопление последнего в корнях растений, а, возможно, изменяет соотношение растворимой и связанной форм лектина [26].

На ранних этапах развития растения сои по-разному реагируют на инокуляцию ризобиями различной активности. Внесение гомо- и гетерологичных белков, в том числе лектинов, в инокуляционную суспензию не приводит к существенному изменению лектиновой активности как корней проростков [33], так и других органов сои [31]. Таким образом, изменение активности лектина корней проростков зависит от активности штамма-инокулянта и содержания минерального азота в среде выращивания растений.

В ходе последующих вегетационных опытов установлено, что уровень гемагглютинирующей активности лектинов, содержащихся в корневых клубеньках, а также других вегетативных (корни, листья) и генеративных (бутоны, цветки и бобы) органах сои, изменяется в зависимости от фазы развития растений (бутонизация, цветение, плодообразование), обеспечения их минеральным азотом и активности микросимбионта [10, 34].

Анализ полученных данных обнаружил также прямую связь между азотфиксацией клубеньков сои и лектиновой активностью выделенных из них белков в условиях эффективного взаимодействия макро- и микросимбионтов, что указывает на возможное участие гемагглютинирующих белков в функционировании симбиотического аппарата. В то же время установлено, что при неэффективном симбиозе незначительный уровень азотфиксации сопряжен с низкой или снижающейся в онтогенезе лектиновой активностью в клубеньках [10, 23, 34].

В условиях лабораторных и вегетационных опытов параллельно было изучено влияние лектина из семян сои на рост, метаболизм и проявление симбиотических свойств различающихся по активности штаммов (634б, 646, 21110 и 604к) клубеньковых бактерий сои (*B. japonicum*). Показано, что предварительная инкубация ризобий с лектином растения-хозяина стимулирует их размножение и повышает активность пероксидазы независимо от потенциальной симбиотической активности штамма. При этом лектин сои вызывает появление новых белков в бактериальной клетке активного штамма ризобий 646. Установлено, что в условиях симбиоза

«соя – клубеньковые бактерии» специфический растительный лектин способен стимулировать или ингибировать клубенькообразование и азотфиксацию у штаммов ризобий с различной активностью [32].

Кроме того, показано, что изменение интенсивности фотосинтеза в условиях различного обеспечения растений сои минеральным и биологическим азотом сопровождается изменением гемагглютинирующей активности белков в листьях [10]. 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 [8]. Кроме того, обнаружен феномен рН-зависимого мембран-мембранного взаимодействия, а также регуляции лектинами процессов агрегации между мембранами тилакоидов [54]. Существует, по крайней мере, две гипотезы относительно механизмов такой регуляции. Одна из них предполагает взаимодействие лектинов с галактолипидами мембран тилакоидов. При этом может меняться текучесть мембран и их конформация, что определяет эффективность передачи электронов от светособирающих комплексов на реакционные центры [8, 43]. Другая гипотеза в качестве ключевого звена рассматривает светозависимое взаимодействие между пигмент-лектиновым комплексом тилакоидной мембраны и РБФК/О (рибулозо-1,5-бис-фосфат-карбоксилаза/оксигеназа) [1]. Последняя (очевидно, во взаимодействии с РБФ) рассматривается как гликофермент, фиксация и ориентация которого при помощи 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 светособирающем комплексе (ССК) фотосистемы (ФС) I белков с лектиновой активностью, изменения которой коррелировали с изменениями некоторых характеристик транспорта электронов и активностью РБФК/О. Высказывалось также предположение о наличии лектиновой активности и у белков ССК ФС II [37], однако экспериментального подтверждения оно не получило.

Установлено, что в условиях эффективного симбиоза дополнительная активация работы симбиотического аппарата сои (предварительной инкубацией ризобий с гомологичным лектином) оказывает дополнительное стимулирующее действие на интенсивность фотосинтеза [10, 29]. Известно, что такие важные процессы как фотосинтез и симбиотическая азотфиксация тесно взаимосвязаны [12, 19, 30, 69]. Фотосинтез, являясь источником ассимилятов, обеспечивает энергией процесс фиксации атмосферного азота [30], в свою очередь, азотфиксирующая активность клубеньковых бактерий влияет на интенсивность фотосинтеза через азотный статус растения [41, 47]. Экзогенная обработка ризобий гомологичным лектином способствовала формированию более активного симбиотического аппарата, который, очевидно, мог усилить «запрос» на ассимиляты со стороны корневой системы, стимулируя тем самым фотосинтетическую активность листьев. Биохимической основой такого «запроса», скорее всего, является интенсивная разгрузка окончаний ситовидных элементов в клубеньках, что создаёт крутой концентрационный профиль транспортных форм углерода (в первую очередь сахарозы) в проводящей системе и ускоряет их отток из листьев [4]. Это в свою очередь снимает ограничения на фотосинтез, налагаемые его продуктами по принципу обратной связи и

ускоряет фотосинтетическую ассимиляцию углерода [13]. Можно предположить участие лектинов и в этих процессах, поскольку известно, что перенос сахарозы через мембраны при загрузке и разгрузке ситовидных элементов осуществляется 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 [7, 24, 40, 42].

Выводы

1. Вопрос о физиологической роли лектинов растений в настоящее время окончательно не решен. При этом представляется бесспорным, что специфическое лектин-углеводное взаимодействие является универсальным молекулярным механизмом, лежащим в основе ряда физиологических реакций.

2. Воздействуя на метаболизм и характер проявления симбиотических свойств клубеньковых бактерий с различной активностью, гомологичный лектин сои оказывает разнонаправленное действие на проявление генетически детерминированного симбиотического потенциала микросимбионта.

3. Фитолектины играют важную роль не только на начальных этапах формирования симбиоза с клубеньковыми бактериями, но и при его функционировании: активность этих белков тесно связана с функциональной спецификой органа их локализации (листья, клубеньки), а также эффективностью симбиотической системы.

4. Связь между эффективностью соево-ризобияльного симбиоза и лектиновой активностью листьев сои опосредована регуляцией интенсивности фотосинтеза через спрос на ассимиляты в донорно-акцепторной системе растения. Результаты исследований указывают на участие лектинов в неспецифической регуляции интенсивности фотосинтеза в зависимости от условий роста и развития растений.

Список использованной литературы

1. Алексидзе Г. Я. Модель организации на мембране тилакоидов комплекса ферментов цикла Кальвина с участием лектина фотосистемы I / Г. Я. Алексидзе, А. И. Литвинов, Э. И. Выскребенцева // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, № 1. – С. 155–159.
2. Антонюк В. О. Лектини та їх сировинні джерела / Антонюк В. О. – Львів, 2005. – 554 с.
3. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобияльный симбиоз / [Коць С. Я., Моргун В. В., Патыка В. Ф. и др.]. – Киев: Логос, 2011. – Т. II. – 523 с.
4. Вилленбринк И. Транспорт ассимилятов во флоэме: регуляция и механизм / И. Вилленбринк // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, № 1. – С. 13–21.
5. Выявление лектинов оболочки пыльцевого зерна *Nicotiana tabacum*, стимулирующих прорастание *in vitro* / Н. П. Матвеева, Е. А. Лазарева, Т. П. Ключник [и др.] // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 5. – С. 699–706.
6. Гольнская Е. Л. Фитогемагглютинины пестика примулы как возможные белки генеративной несовместимости / Е. Л. Гольнская, Н. В. Башкирова, Н. Н. Томчук // Физиология растений. – 1976. – Т. 23, № 1. – С. 88–97.
7. Даскалюк Ю. А. Лектинова активність білків пасоки *Vitis vinifera* L. / Ю. А. Даскалюк, В. Г. Артеніє, О. В. Кириченко // Укр. бот. журн. – 2002. – Т. 59, № 4. – С. 460–463.
8. Жесткова И. М. Влияние лектина из семян сои на структуру и энерготрансформирующие реакции хлоропластов / И. М. Жесткова, Ю. Г. Молотковский // Изучение и применение лектинов: Уч. зап. Тартус. ун-та – 1989. – Т. 2., Вып. 870. – С. 108–113.

9. Изменение лектиновой активности проростков озимой пшеницы при инфицировании микоплазмами / Т. В. Трифонова, Н. Н. Максютова, О. А. Тимофеева [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2004. – Т. 40, № 6. – С. 675–679.
10. Интенсивность фотосинтеза и лектиновая активность листьев сои при инокуляции ризобиями совместно с гомологичным лектином / Д. М. Сытников, С. Я. Коць, С. М. Маличенко [и др.] // Физиология растений. – 2006. – Т. 53, № 2. – С. 189 – 195.
11. Исследование лектинов люпина с целью выяснения их участия в системе бобовые растения–клубеньковые бактерии / Е. Д. Кругова, С. М. Маличенко, М. В. Стадник [и др.] // Изучение и применение лектинов: Уч. зап. Тартус. ун-та – 1989. – Вып. 870, Т. 2. – С. 118–122.
12. Киризий Д. А. Взаимосвязь азотфиксации и фотосинтеза как основных составляющих продукционного процесса у люцерны / Д. А. Киризий, Н. А. Воробей, С. Я. Коць // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 5. – С. 666 – 671.
13. Киризий Д. А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений / Киризий Д. А. – Киев: Логос, 2004. – 192 с.
14. Кириченко О. В. Вплив екзогенного лектину пшениці на вміст флавоноїдів та зміну лектинової активності у проростках пшениці за умов ультрафіолетового опромінення / О. В. Кириченко, Г. Ю. Перковська // Біополімери і клітина. – 2005. – Т. 21, № 5. – С. 413–418.
15. Ковалёва Л. В. Сапрофитно–гаметофитные взаимодействия в системе пыльца-пестик. 1. Лектины клеточных стенок / Л. В. Ковалева, Э. Н. Комарова, Э. И. Выскребенцева // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 1. – С. 98–101.
16. Королёв Н. П. Функции эндогенных лектинов / Н. П. Королёв, Э. И. Выскребенцева // Изучение и применение лектинов: Уч. зап. Тартус. ун-та – 1989. – Т. 1, Вып. 869. – С. 19–50.
17. Коць С. Я. Лектины бобовых растений как фактор эффективного симбиоза / С. Я. Коць, Д. М. Сытников // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 6. – С. 463–475.
18. Коць С. Я. Структурні особливості та біологічні функції лектинів бобових / С. Я. Коць, П. М. Мащенко, С. М. Маличенко // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – Т. 40, № 2. – С. 111–125.
19. Кретович В. Л. Биохимия усвоения азота воздуха растениями / Кретович В. Л. – М.: Наука, 1994. – 168 с.
20. Кругова О. Д. Вплив екзогенного лектину на активність антиоксидантних ферментів, ендogenous лектину та вміст флавоноїдів у пшениці / О. Д. Кругова, Н. М. Мандровська, О. В. Кириченко // Укр. біохім. журн. – 2006. – Т. 78, № 2. – С. 106–112.
21. Луцик М. Д. Лектины / Луцик М. Д., Панасюк Е. Н., Луцик А. Д. – Львов: Выща шк. (Изд-во при Львов. ун-те), 1981. – 158 с.
22. Маліченко С. М. Адсорбція бульбочкових бактерій корінням специфічних та неспецифічних їм бобових рослин / С. М. Маліченко, В. К. Дащенко, П. М. Мащенко // Онтогенез рослин, біологічна фіксація молекулярного азоту та азотний метаболізм: матеріали міжнародної наукової конференції, 1–4 жовтня 2001 р. – Тернопіль, 2001. – С. 95–98.
23. Маліченко С. М. Вплив різних за активністю штамів роду *Bradyrhizobium* на динаміку лектинової активності кореневих бульбочок і функціонування азотфіксувального апарату люпину / С. М. Маліченко, П. М. Мащенко, С. Я. Коць // Физиология и биохимия культ. растений. – 2002. – Т. 34, № 6. – С. 511–516.
24. Марков Е. Ю. Лектины растений: предполагаемые функции / Е. Ю. Марков, Э. Е. Хавкин // Физиология растений. – 1983. – Т. 30, № 5. – С. 852–867.
25. Мельникова Н. М. Дві гемаглютинуючі фракції білків насіння безбульбочкової сої з різною вуглеводною специфічністю / Н. М. Мельникова, П. М. Мащенко, С. Я. Коць // Доповіді НАН України. – 2004. – № 11. – С. 167–171.
26. О значении лектина корней люпина в установлении контакта между растением и ризобиями при формировании симбиоза / С. М. Маличенко, Н. И. Назаренко, Е. В. Кириченко [и др.] // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – Т. 26, № 4. – С. 333–337.
27. Особенности взаимодействия растений и азотфиксирующих микроорганизмов / [Коць С. Я., Береговенко С. К., Кириченко Е. В., Мельникова Н. Н.]. – Киев: Наукова думка, 2007. – 316 с.

28. Подгорский В. С. Лектины бактерий / Подгорский В. С., Коваленко Э. А., Симоненко И. А. – Киев: Наукова думка, 1992. – 204 с.
29. Продуктивность симбиоза соя – *Bradyrhizobium japonicum* при модификации активности клубеньковых бактерий экзогенными белками / Д. М. Сытников, Д. А. Киризий, С. М. Маличенко [и др.] // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 3. – С. 416 – 423.
30. Романов В. И. Взаимосвязь процессов азотфиксации и фотосинтеза в бобовом растении / В. И. Романов // Биологическая фиксация молекулярного азота: матер. VI Всес. Баховского коллоквиума «Биологическая фиксация молекулярного азота». – Киев: Наук. думка, 1983. – С. 147–154.
31. Сытников Д. М. Взаимосвязь азотфиксации и лектиновой активности симбиотической системы сои при различных уровнях ее эффективности: автореф. дисс. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.12 «Физиология растений» / Д. М. Сытников. – Киев, 2007. – 20 с.
32. Сытников Д. М. Влияние лектина сои на метаболизм и симбиотические свойства штаммов *Bradyrhizobium japonicum* / Д. М. Сытников, Е. Д. Кругова, Н. М. Мандровская // Биотехнологія. – 2011. – Т. 4, № 6. – С. 42–50.
33. Сытников Д. М. Лектиновая активность проростков сои при инокуляции ризобиями совместно с гомо- и гетерологичными белками / Д. М. Сытников, В. К. Даценко // Наукові записки екологічної лабораторії Уманського державного державного педуніверситету імені Павла Тичини. – 2006. – Вип. 9. – С. 118–121.
34. Сытников Д. М. Лектиновая активность различных органов сои в условиях эффективного и неэффективного симбиоза / Д. М. Сытников, С. Я. Коць, С. М. Маличенко // Физиология и биохимия культ. растений. – 2006. – Т. 38, № 1. – С. 53–60.
35. Сытников Д. М. Участие лектинов в различных физиологических процессах растений / Д. М. Сытников, С. Я. Коць // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009. – Т. 41, № 4. – С. 279–296.
36. Сытников Д. М. Экономическая целесообразность применения ризобияльных препаратов, модифицированных гомологичным лектином / Д. М. Сытников // Мікробіологія і біотехнологія. – 2012. – № 1 (17). – С. 75–84.
37. Фалькович Т. Н. Локализация лектиноподобных белков в светособирающем комплексе фотосистемы I *Dunaliella salina* / Т. Н. Фалькович, Н. А. Пронина, В. Е. Семенов // Физиология растений. – 1997. – Т. 44, № 1. – С. 24–30.
38. Фізіолого-біохімічні особливості живлення рослин біологічним азотом / [Коць С. Я., Маличенко С. М., Кругова О. Д. та ін.] – Київ: Логос, 2001. – 271 с.
39. Шакирова Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Шакирова Ф. М. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
40. Шакирова Ф. М. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений / Ф. М. Шакирова, М. В. Безрукова // Журнал общей биологии. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 98–114.
41. Эффективность инокуляции и интенсивность фотосинтеза растений сои, инокулированных различными видами и штаммами клубеньковых бактерий / А. К. Слесаревичус, П. И. Пранайтис, П. В. Духовский [и др.] // Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – Т. 33, № 4. – С. 298–302.
42. Ямалеева А. А. Лектины растений и их биологическая роль / Ямалеева А. А. – Уфа: Изд-во Башкирск. ун-та, 2001. – 204 с.
43. Ямалеева А. А. Лектины растений и их биологическая роль: автореф. дисс. на соискание уч. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.12 «Физиология и биохимия растений» / А. А. Ямалеева – СПб., 2001. – 50 с.
44. A novel polar surface polysaccharide from *Rhizobium leguminosarum* binds host plant lectin / M. C. Laus, T. J. Logman, J. E. Lamers [et al.] // Mol. Microbiol. – 2006. – V. 59, N 6. – P. 1704–1713.

45. Alteration of carbohydrate-binding specificity of *Bauhinia purpurea* lectin through the construction of chimeric lectin / K. Yamamoto, Y. Konami, T. Osawa [et al.]: (Pap.) Keystone Symp. Mol. and Cell. Biol., March 5–27, 1992 // J. Cell. Biochem. – 1992. – Suppl. 16 D. – P. 151.
46. Baymiev Al. Kh. Comparison of leguminous plant lectin sugar binding domen in connecting with different host specificity during interaction with symbiotic *Rhizobium* / Al. Kh. Baymiev, A. V. Chemeris, V. A. Vakhitov: (Abstr. 11th Congr. of the Federation of European Societies of Plant Physiology, Varna, 7–11 Sept., 1998) // Bulg. J. Plant Physiol. – 1998. – Spec. issue. – P. 217.
47. Boller B. C. Canopy structure and photosynthesis of alfalfa genotypes differing in nodule effectiveness / B. C. Boller, G. H. Heichel // Crop. Sci. – 1984. – V. 24. – P. 91–96.
48. Brewin N. J. Legume lectins and nodulation by *Rhizobium* / N. J. Brewin, I. V. Kardailsky // Trend in Plant Sci. – 1997. – V. 2, N 3. – P. 92–98.
49. Buffard D. Lectin-gene expression in pea (*Pisum sativum* L.) root / D. Buffard, R. A. Kaminski, D. Strosberg // Planta. – 1988. – V. 173, N 3. – P. 367–372.
50. Burger M. M. Isolation of a receptor complex for a tumor specific agglutinin from the neoplastic cell surface / M. M. Burger // Nature. – 1968. – V. 219. – P. 499–500.
51. Carbohydrate/glycan-binding specificity of legume lectins in respect to their proposed biological functions / M. V. Ramos, T. B. Grangeiro, B. S. Cavada [et al.] // Braz. Arch. Biol. and Technol. – 2000. – V. 43, N 4. – P. 349–359.
52. Chatterjee B. P. Lectins from plant and animal carbohydrate specificity / B. P. Chatterjee, H. Ahmed // Biochem. Arch. – 1998. – V. 14, N 1. – P. 1–15.
53. Determination of pea (*Pisum sativum* L.) root lectin using an enzyme-linked immunoassay / C. L. Diaz, P. Lems-van Kan, I. A. M. Van Der Schaal [et al.] // Planta. – 1984. – V. 161, N 4. – P. 302–307.
54. Doltchinkova V. Effect of pH the electrokinetic and light scattering properties of pea thylakoids in the presence of phytohemagglutinin / V. Doltchinkova, M. Lambrea // Bulg. J. Plant Physiol. – 2002. – 28 (1–2). – P. 45–58.
55. Etzler M. E. From structure to activity: new insights into the functions of legume lectins / M. E. Etzler // Trends in Glycosci. and Glycotechnol. – 1998. – V. 10, N 53. – P. 247–255.
56. Geurts R. *Rhizobium Nod* factor perception and signaling / R. Geurts, T. Bisseling // Plant Cell. – 2002. – V. 14. – P. S239–S249.
57. Handbook of plant lectins: properties and biomedical applications / [Van Dame J. M., Peumans W. J., Pustai A., Bardocz S.]. – Chichester etc.: John Willey and Sons, 1998. – 451 p.
58. Hirsh A. M. What makes the *Rhizobia*-legume symbiosis so special? / A. M. Hirsh, M. R. Lum, J. A. Downie // Plant Physiol. – 2001. – V. 127. – P. 1484–1492.
59. Kardailsky I. V. Identification of a new pea gene, PsNlec1, encoding a lectin-like glycoprotein isolated from the symbiosomes of root nodules / I. V. Kardailsky, D. J. Sherrier, N. J. Brewin // Plant Physiol. – 1996. – 111, N 1. – P. 49–60.
60. Legume lectin structure / R. Loris, T. Hamelryck, J. Bouckaert [et al.] // BBA – Protein Str. and Mol. Enzymol. – 1998. – 1383, N 1. – P. 9–36.
61. Martihus M. F. Importância compositos fenólicos nas interações entre espécies leguminosas e rizóbio / M. F. Martihus, G. S. Regina, A. A. Franco // Rev. Univ. rural. Sér. Ciê. vida (Univ. fed. rur. Rio de Janeiro). – 2002. – V. 22, N 1. – P. 65–81.
62. Parret X. Molecular basis of symbiotic promiscuity / X. Parret, C. Staehelin, W. J. Broughton // Microbiol. Molecular. Biol. Rev. – 2000. – V. 64, N 1. – P. 180–201.
63. Root lectin as a determinant of host-plant specificity in the *Rhizobium* – legume symbiosis / C. L. Diaz, L. S. Melchers, P. J. J. Hooykaas [et al.] // Nature. – 1989. – 338. – P. 579–581.
64. Sharon N. Legume lectins – a large family of homologous proteins / N. Sharon, H. Lis // FASEB J. – 1990. – 4 (14). – P. 3198–3208.
65. Specific phases of root hair attachment in the *Rhizobium trifolii* – clover symbiosis / F. B. Dazzo, G. L. Truchet, J. E. Sherwood [et al.] // Appl. and Envir. Microbiol. – 1984. – V. 48, N 6. – P. 1140–1150.

66. Stimulation of adhesiveness, infectivity, and competitiveness for nodulation of *Bradyrhizobium japonicum* by its pretreatment with soybean seed lectin / A. R. Lodeiro, S. L. Lopez-Garsia, T. E. E. Vazquez [et al.] // FEMS Microbiol. Lett. – 2000. – V. 188, N 2. – P. 177–184.
67. Sugar-binding of pea lectin enhances heterologous infection of transgenic alfalfa plants by *Rhizobium leguminosarum* biovar viciae / P. Van Rhijn, N. A. Fujishige, P. O. Lim [et al.] // Plant Physiol. – 2001. – V. 126. – P. 133–144.
68. Sytnikov D. M. How to increase the productivity of the soybean-rhizobial symbiosis / Denis M. Sytnikov // A comprehensive survey of international soybean research – genetics, physiology, agronomy and nitrogen relationships; edited by James E. Board. – Rijeka: InTech, 2012. – P. 61–82.
69. Vance C. P. Carbon in N₂ fixation: limitation or exquisite adaptation / C. P. Vance, G. H. Heichel // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1991. – V. 42. – P. 373–390.

Статья поступила в редакцию 31.11.2012

Д. М. Ситніков^{1,2}

¹ Інститут ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України, відділ фітогормонології, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна

² Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, Біотехнологічний науково-навчальний центр, вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

ФІЗІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ РОСЛИННИХ ЛЕКТИНІВ В УМОВАХ СИМБІОЗУ «СОЯ – БУЛЬБОЧКОВІ БАКТЕРІЇ»

Резюме

Узагальнено літературні дані і результати власних досліджень, присвячених вивченню фізіологічного значення лектинів рослин. Обговорюється питання про можливу роль цих білків у процесах фотосинтезу, а також становлення і функціонування симбіозу рослин сої (*Glycine max* (L.) Merrill) з бульбочковими бактеріями (*Bradyrhizobium japonicum*).

Ключові слова: лектини, *Glycine max*, *Bradyrhizobium japonicum*, соєво-ризобіальний симбіоз.

D. M. Sytnikov^{1,2}

¹N. G. Kholodnyi Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine, Department of Phytohormonology, 2, Tereshchenkivska Str., Kiev, Ukraine

²Odessa National I. I. Mechnikov University, Biotechnology Research and Training Center, 2, Dvoryanskaya Str., Odessa, 65082, Ukraine

PHYSIOLOGY SIGNIFICANT OF PLANT LECTINS IN CONDITION OF «SOYBEAN – NODULE BACTERIA» SYMBIOSIS

Summary

The review summarizes the literature data and the results of our own research on the physiological significance of plant lectins. The discussed question of the possible role of these proteins in the process of photosynthesis as well as the formation and functioning of the symbiosis of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) and nodule bacteria (*Bradyrhizobium japonicum*) has been discussed.

Key words: lectins, *Glycine max*, *Bradyrhizobium japonicum*, soybean-rhizobium symbiosis