

УДК 581.192

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЕКЗОГЕННИХ РОСЛИННИХ ЛЕКТИНІВ ПРИ УТВОРЕННІ ТА ФУНКЦІОНУВАННІ ФІТОБАКТЕРІАЛЬНИХ АСОЦІАЦІЙ

© 2011 р. О. В. Кириченко

Інститут фізіології рослин і генетики

Національної академії наук України

(Київ, Україна)

Представлено комплексний аналіз результатів дослідження біологічної активності фітолектинів за екзогенної дії на рослини, ґрунтові мікроорганізми, зокрема, бульбочкові бактерії, ризосферні діазотрофи та фітопатогенні гриби при утворенні та функціонуванні фітобактеріальних асоціацій. Обговорюється можливість використання рослинних лектинів як біологічно активних компонентів в агробіотехнологіях.

Ключові слова: *фітолектини, гаптен, біологічна активність, бульбочкові бактерії, ризосфера, діазотрофи, фітопатогени, лектин-бактеріальні композиції*

Лектини – група білків, об'єднаних за здатністю зв'язувати вуглеводи і вуглеводні детермінанти глікозильованих біополімерів, не викликаючи їх хімічних перетворень (Rudiger, Gabius, 2001; Антонюк, 2005). Специфічне лектин-рецепторне розпізнавання є універсальним механізмом, що лежить в основі взаємозв'язків і функціонування всіх живих об'єктів. Значення лектинів у прояві тих чи інших біологічних ефектів зумовлене включенням їх у гормональну регуляцію ростових процесів рослин за рахунок взаємодії з фітогормонами і корегування фітогормон-індукованого поділу клітин та участю в трансдукції сигналів (Loris et al., 1998; Etzler et al., 1999; Singh et al., 1999; Безрукова и др., 2004; Антонюк, 2005). Використання лектинів на практиці потребує фундаментального дослідження білків даного класу, тому одночасний розвиток екстенсивного (створення і розширення бази білків–лектинів) та інтенсивного (дослідження біологічної дії лектинів) напрямів лектинології є актуальним. Екзогенні лектини і лектиновмісні екстракти можуть використовуватися для регуляції фізіологічних процесів в рослинах, підвищення їхньої продуктивності, стійкості до біотичних і абіотичних факторів

навколишнього середовища (Безрукова и др., 2004; Матвеева и др., 2004; Никитина и др., 2004; Alenkina et al., 2006; Singh et al., 2006; Bezrukova, Kildibekova, 2008; Лубянова и др., 2009), а також для регулювання утворення та функціонування фітобактеріальних симбіотичних систем за рахунок впливу на метаболізм і фізіологічну активність мікосимбіонтів (Косенко, Мандровская, 1998; Karpaty et al., 1999; Lodeiro et al., 2000; Антонюк, Игнатов, 2001).

У даній статті поданий комплексний аналіз результатів десятирічних експериментальних досліджень автора стосовно біологічної активності лектинів бобових (сої, гороху) та зернових (пшениці) культур за екзогенної дії на рослини сої, гороху, пшениці, томатів, ґрунтові мікроорганізми, зокрема бульбочкові бактерії, ризосферні діазотрофи і фітопатогенні гриби при утворенні та функціонуванні фітобактеріальних симбіозів й асоціацій.

Загальною ознакою початкових стадій утворення азотфіксуючих систем є розпізнавання макро- і мікосимбіонтів. Етап міжклітинного контакту є ключовим у формуванні фітобактеріальних симбіозів. Він визначається вуглевод-білковим і білок-білковим розпізнаванням, під яким розуміють специфічно спрямоване та просторово організоване встановлення контактів між молекулами біополімерів. Такі контакти можливі лише за комплементарності

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЛЕКТИНІВ

поверхонь, що взаємодіють (Карпунина, 2002). Визначальна роль на етапі розпізнавання симбіонтів належить молекулярним компонентам вищих рослин білкової природи – лектинам і бактеріальним полісахаридам (ПС).

Вважають (Косенко, 1992), що ступінь ПС-лектинової спорідненості визначає потенційні можливості бобово-ризобіальної пари. При вивченні спорідненості екзополісахаридів (ЕПС) і ліпополісахаридів (ЛПС) ризобій кормових бобів і лектинів перехресно інфікованої групи бобових рослин (гороху, кормових бобів, віки, сочевиці) показано, що найбільшою лектин-рецепторною відповідністю характеризуються вузькоспецифічні пари, які утворюються найактивнішими штамми кормових бобів із домінуючою рослиною-хазяїном. Закономірні відмінності у ступені ЛПС-лектинової взаємодії виявлені й при порівнянні штамів за їх азотфіксуючою активністю, а ЕПС-лектинової спорідненості – у зв'язку з конкурентоспроможністю ризобіальних штамів: найвищий показник комплементарності з лектином рослини-хазяїна виявив ЕПС високоактивного і висококонкурентного штаму, а найменший – ЕПС неактивного і слабівірулентного штаму. На основі отриманих даних і виходячи з того, що фактори ефективності та специфічності взаємопов'язані між собою, зроблено висновок, що лектин-вуглеводні детермінанти системи розпізнавання бобово-ризобіальних партнерів визначають специфічність процесів формування симбіозу (Косенко, 1992).

При формуванні асоціативних систем показано (Коннова, 1995; Чумаков, 1996), що клітини *Azotobacter brasilense* Sp7 взаємодіяли з рослинними лектинами, міченими FITC, які були специфічними до N-ацетил-D-глюкозаміну, N-ацетил-D-галактозаміну, галактози, глюкози, манози. Отримані результати вказують на можливість прикріплення азоспірил до коренів багатьох рослин. Показано (Коннова, 1995), що взаємодія лектину пшениці з азоспірилою була специфічною, оскільки інгібувалась гаптенем лектину N-ацетил-D-глюкозаміном. Цей факт підтверджено й іншими дослідниками (Yegorenkova et al., 2001), які встановили наявність специфічного зв'язку між лектином пшениці та полісахаридними (ліпополісахарид-білковим і полісахарид-ліпідним) комплексами, які входять до складу капсульного матеріалу азоспірил.

У результаті проведеної роботи нами встановлено, що рослинні лектини є молекулярними компонентами, які беруть участь у спе-

цифічній взаємодії симбіонтів при утворенні азотфіксуючих систем (Кириченко, 2001a). Важливе значення при цьому має вуглевод-білкове розпізнавання потенційних симбіопартнерів, що здійснюється за рахунок молекул білкової (лектини) і вуглеводної (полісахариди) природи (Кириченко, Маличенко, 2000б; Кириченко, 2001б; Кириченко та ін., 2001). Встановлено, що як лектини бобових рослин, так і ЕПС бульбочкових бактерій є молекулярними рецепторами симбіонтів, специфічність взаємодії яких забезпечує ранній етап формування корневих бульбочок та визначає гомологічність певного штаму ризобій до рослини-хазяїна. У складі ЕПС повільнорослих бульбочкових бактерій люпину та сої виявлено відмінності за вмістом цукрів, зокрема, спільними складовими ЕПС даних ризобій є глюкоза, галактоза, рамноза, арабіноза, уронові кислоти та неідентифікований цукор, тоді як наявність фукози і ксилози є характерною ознакою ЕПС ризобій люпину, на відміну від ризобій сої, що має суттєве функціональне значення на етапі лектин-екзополісахаридної взаємодії симбіонтів (Кириченко та ін., 2001).

Ступінь комплементарності лектинів рослин-хазяїв до бульбочкових бактерій та їх екзополісахаридів в умовах *ex-planta* (Кириченко, 2001a; 2004; Кириченко та ін., 2001) є одним із показників сумісності мікро- та макроорганізмів при утворенні функціонального азотфіксуючого симбіозу *in situ* (Кириченко та ін., 2002; Коць и др., 2007). Дослідження взаємодії рослинних лектинів із різними видами ґрунтових азотфіксуючих мікроорганізмів в умовах *in vitro* показало (Кириченко, 2004; 2005a; 2006), що аглютиніни із різним ступенем специфічності здатні взаємодіяти не тільки з бульбочковими бактеріями, але й з іншими видами ризосферних азотфіксуючих мікроорганізмів, ступінь спорідненості лектину до яких був на рівні його взаємодії з неспецифічними для даної рослини ризобіями. На основі отриманих результатів вперше запропоновано використовувати оцінку лектин-бактеріальної взаємодії як основу для створення комплексних лектин-бактеріальних композицій за принципом максимальної комплементарності компонентів.

Залучення мікроорганізмів, зокрема бульбочкових бактерій, у ризосферну зону рослин відбувається завдяки їхній здатності до хемотаксису щодо речовин, які виділяє корінь (Кириченко, 2002; Walker et al., 2003; Коць и др., 2007). Активними атрактантами серед них є амінокислоти, цукри, органічні кислоти та їх

солі. При дослідженні хемотаксисної здатності бульбочкових бактерій із різними симбіотичними властивостями (генетична сумісність з рослиною-хазяїном, конкурентоспроможність, азотфіксуєча активність) встановлено (Кириченко, Коць 2002; Кириченко, 2005а; 2007), що завдяки хемотаксису бактерій до даних речовин у ризосфері рослин потрапляють різні види ризобій. Такий хемотаксис пов'язаний із однією з симбіотичних характеристик ризобій – конкурентоспроможністю, тоді як зв'язку хемотаксисної здатності бульбочкових бактерій з їх азотфіксуючою активністю не виявлено. На хемотаксис ризобій суттєвий вплив чинить наявність мінеральних азотовмісних сполук у ґрунті (Кириченко, 2005б), які спричиняють (в залежності від їх концентрації) як позитивну, так і негативну дію на мікроорганізми (Кириченко и др., 1993; Кириченко, 2001а; 2005б).

Розвиток ризосферної ґрунтової мікрофлори певним чином визначається кореневими екзометаболітами рослини (Walker et al., 2003). Завдяки комплексу біологічно активних речовин рослинних екзометаболітів (амінокислот, фітогормонів, сапонінів, флавоноїдів та ін.) змінюється метаболізм і фізіологічна активність бактеріальних клітин (Barazani, Friedman 2000; Belkhuir et al., 2000; Fons et al., 2003), що певним чином впливає на формування та функціонування фітомікробних асоціацій. Із кореневими метаболітами у ризосферний ґрунт рослин виділяються й лектини (Маличенко и др., 1994; Косенко, 2001), які впливають на розвиток і фізіологічну активність ризосферної мікрофлори (Кириченко, Маличенко, 2000а; Косенко, 2001; Кириченко, Титова, 2005а; 2005б; Кириченко, Жемойда, 2006). Відомо про здатність лектину бути ростовим фактором для бактерій (Косенко, Мандровская, 1998; Антонюк и др., 2001; Садовникова и др., 2003; Жеребор та ін., 2007). При визначенні біологічної активності лектину пшениці за реакцією на бактерії *A. brasilense* показано (Антонюк, Игнатов, 2001), що лектин (0,1–4 мкг/мл) при екзогенному впливі на бактеріальну культуру змінював її метаболічні процеси. При цьому зростала інтенсивність тих процесів життєздатності азоспірили, які були важливими для прояву її позитивного впливу на ріст і розвиток рослини-хазяїна: продукція ІОК, азотфіксація, а також здатність бактерії експортувати продукт азотфіксації (амоній) за межі бактеріальної клітини, де він може використовуватися рослиною. Показано, що всі встановлені ефекти дії були високоспецифічними, оскільки при додаванні

гаптену (N-ацетилглюкозаміну) даного лектину вони пригнічувались або не спостерігались. Попередня обробка *A. brasilense* та коренів проростків пшениці розчином аглютиніну зерна пшениці (АЗП) ($0,9 \cdot 10^{-5}$ мМ) призвела до збільшення в 1,7–3,3 раза кількості бактеріальних клітин, які прикріпилися до коренів рослин. Вважають, що один із механізмів взаємодії азоспірил із поверхнею коренів пшениці виявляється за участю лектину пшениці та ЛПС-білкових і ПС-ліпідних комплексів, що входять до складу капсули азоспірил, а також бактеріального лектину та поверхневих ПС комплексів бактерій (Yegorenkova et al., 2001; Mora et al., 2008).

Встановлено стимулюючу дію лектину картоплі (специфічного, як і АЗП, до N-ацетил-D-глюкозаміну) у концентрації 1 мкг/мл на консорціум штамів *A. chroococcum* и *A. vine-landii*, яка виявлялася у стимуляції росту бактерій та синтезу ними ауксину- і цитокініноподібних речовин (Жеребор та ін., 2007; Жеребор, 2008).

В умовах *in vitro* попередня інкубація суспензії бульбочкових бактерій з лектином значно впливає на симбіотичні властивості ризобій – адсорбцію бактерій на коренях бобових рослин, їхню вірулентність і конкурентоздатність (Halverson, Stacey, 1986; Wall, Favelukes, 1991; Brelles-Marino et al., 1996; Lodeiro et al., 2000). Обробка лектином або екстрактом насіння сої штамів *B. japonicum* 3001 або 3004, які є спонтанними похідними від штаму USDA 110 і стійкими до стрептоміцину, та інокуляція насіння сої такою суспензією посилювала адсорбційну здатність ризобій на коренях рослин. При цьому також активувалась вірулентність і конкурентоздатність ризобій (Lodeiro et al., 2000). Результатом обробки інокуляційної суспензії ризобій лектином було збільшення кількості кореневих бульбочок від 8 до 20 %. При цьому зафіксовано зменшення тривалості початку інфікування бактеріями коренів удвічі (в дослідному варіанті такий проміжок часу становив 6 год, у контрольному – без обробки лектином – 12 год). Попередня інкубація *R. etli* з лектином квасолі (ФГА) підвищує кількість інфекційних ниток у корені рослини-хазяїна (Brelles-Marino et al., 1996). Додавання лектину сої до її мікросимбіонту суттєво активувало таку симбіотичну властивість ризобій, як вірулентність (Halverson, Stacey, 1986).

Результати наших досліджень показали (Кириченко, Маличенко, 2000а; Кириченко и др., 2002; Kyrychenko, Tytova, 2002; 2003; Ки-

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЛЕКТИНІВ

риченко, Маліченко, 2003; Кириченко, Титова, 2006; Кириченко 2007; 2009), що лектини бобових рослин (сої, гороху) при екзогенному впливі на специфічні їм бульбочкові бактерії (*Bradyrhizobium japonicum* 6346 та *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* 2406) виступають у ролі біологічно активних речовин, які корегують симбіотичні властивості ризобій, зокрема, посилюють нодуляційну здатність бактерій, нітрогеназну активність кореневих бульбочок і ефективність бобово-ризобіального симбіозу, результатом чого є активізація фотосинтезу, росту та формування продуктивного потенціалу бобових рослин (Кириченко, Ліхолат, 2006; Кириченко, Титова, 2006; Кириченко 2007; 2009). Нами показана перспективність використання комплексних біологічних композицій на основі лектинів бобових рослин і специфічних їм ризобій для передпосівної обробки насіння з метою оптимізації процесу біологічної фіксації атмосферного азоту та підвищення насінневої продуктивності рослин. Поряд із тим встановлено, що передпосівна обробка насіння сої комплексними лектин-бактеріальними композиціями суттєво змінювала метаболічні процеси в рослинах, зокрема фотосинтетичну активність листків, нітрогеназну активність кореневих бульбочок та ендогенну лектинову активність листків і бульбочок рослин (Кириченко, Ліхолат, 2006). Встановлено прямий взаємозв'язок між фотосинтетичною і лектиновою активностями листків сої ($R^2=0,98$), фотосинтетичною активністю листків і нітрогеназною активністю кореневих бульбочок сої ($R^2=0,94$), лектиновою активністю листків і бульбочок ($R^2=0,89$) та нітрогеназною і лектиновою активностями ($r=0,75$) кореневих бульбочок сої, що свідчить як про наявність прямого зв'язку між процесами фотосинтезу та азотфіксації, так і про участь рослинних лектинів у координації цих важливих фізіологічних процесів у фітобактеріальних асоціаціях.

В умовах чистої культури та у ризосфері рослин нами зафіксовано позитивну дію фітолектинів на ріст азотфіксуючих ґрунтових мікроорганізмів (Кириченко, Титова, 2005а; 2005б; Кириченко, Жемойда, 2006), що дає підставу вважати їх біологічними модуляторами розвитку мікрофлори та використовувати як біологічні агенти, що посилюють інокуляційний потенціал бактеріальних суспензій.

Крім того, доведено, як біологічно активні речовини, що активують азотфіксуючі мікроорганізми, може бути використаний комплексний фітогормональний препарат *reglalg* (Ки-

риченко та ін., 2008), отриманий із синьо-зелених водоростей та екзометаболіти специфічних рослин бульбочкових бактерій (Кириченко та ін., 2003; Кириченко и др., 2004а; Кириченко, 2007). Передпосівна обробка насіння сої композиціями специфічних бульбочкових бактерій і природних біологічно активних сполук рослинного і мікробного походження активізувала симбіотичні властивості ризобій, зокрема, суттєво підвищувала здатність мікросимбіонта до утворення кореневих бульбочок, збільшувала масу бульбочок і їх нітрогеназну активність та підвищувала ступінь реалізації потенціалу соєво-ризобіального симбіозу.

Отже, одними з резервних шляхів оптимізації симбіотичного потенціалу бобово-ризобіальних симбіозів та підвищення продуктивності бобових культур є використання для передпосівної обробки насіння комплексних інокулянтів бульбочкових бактерій із біологічно активними сполуками природного походження, зокрема фітолектинів, екзополісахаридів бульбочкових бактерій або речовин фітогормональної природи.

Нині відомо, що лектини при екзогенному впливі здатні регулювати швидкість проростання насіння. Так фукозоспецифічний лектин бактерій *A. brasilense* Sp7 чинить, залежно від концентрації, регулюючий вплив на швидкість проростання насіння пшениці. Концентрації до 50 мкг/мл стимулювали проростання зернівок (Никитина и др., 2004). При вивченні короткострокової (5–10 хв) дії лектину конавалії (КонА) на активацію та проростання пилкового зерна тютюну (за дією лектину на мембранний потенціал і внутрішньоклітинний рН) встановлено (Матвеева и др., 2004), що лектин у концентраціях 10–1000 мкг/мл спричиняв гіперполяризацію плазматичної мембрани вегетативних клітин і стимулював проростання пилкових зерен. Основою всіх виявлених ефектів є специфічна взаємодія КонА з вуглеводними детермінантами, оскільки конкурентний до КонА цукор метил- α -D-маннопіранозид (0,1 М) повністю блокував дію КонА. Отримані результати свідчать, що у пилковому зерні на поверхні плазматичної мембрани існують рецептори, специфічна взаємодія яких із лектином має функціональне значення для процесів активації та проростання. Білки пилкового зерна тютюну з лектиновою активністю при активації їх холодом стимулюють проростання пилку *in vitro*, при цьому конкурентний вуглевод метил- α -D-маннопіранозид повністю пригнічував дію лектину на проростання.

За дії екзогенних лектинів (при опиленні деревних рослин, зокрема, груші) відбувалось стимулювання зав'язі плодів і утворення насіння (Самородов, Поспелов, 1989). Відомо про зміну росту та гормонального статусу коренів проростків квасолі за дії екзогенного специфічного лектину (Лубянова и др., 2009).

Нами показано, що специфічні для рослин лектини при екзогенному впливі на насіння сої та пшениці виступають як природні рістрегуляторні сполуки, ефективність дії яких виявляється в активації ростових процесів, розвитку кореневої системи, накопиченні рослинами вегетативної маси, формуванні потужних генеративних органів і підвищенні урожаю (Кириченко и др., 2001; 2004; 2004а; Кириченко та ін., 2006; Kurychenko, 2008b). Використання чистого лектину та комплексних композицій із високими концентраціями білка (500, 50 мкг/мл) призводить до суттєвого збільшення лектинової активності насіння урожаю сої порівняно з посівним насінням (Kurychenko, 2008а), що може погіршувати його харчові якості. Композиція з концентрацією лектину 5 мкг/мл не викликала такого ефекту, тому для використання в рослинництві для передпосівної обробки насіння пропонується лектин сої у даній концентрації, застосування якої підвищує урожай рослин, не призводить до накопичення в насінні урожаю білків-лектинів та є економічно виправданим за рахунок зменшення концентрації діючої речовини (Кириченко и др., 2004б; Kurychenko, 2008а; 2008b).

Лектин пшениці при екзогенному впливі на насіння пшениці сприяє підвищенню зернової продуктивності рослин (Кириченко та ін., 2006; Kurychenko, 2008b) та покращенню фітосанітарного стану ґрунту за рахунок активізації розвитку і функціональної активності (нітрогеназної, рістрегуляторної) агрономічно корисних азотфіксуючих мікроорганізмів (Кириченко, Жемойда, 2006; Кириченко та ін., 2006).

Позитивні зміни морфо-фізіологічних показників рослин за обробки зернівок екзогенним лектином можуть бути пов'язані з варіабельністю реалізації генетичних програм розвитку їхніх вегетативних органів, що засвідчують отримані нами результати за збільшенням кількості синтезованої сумарної РНК і ендогенної лектинової активності листків пшениці під впливом специфічного лектину на насіння (Кириченко, Тищенко, 2005; Кириченко, 2008) та вказують на здатність даного білка, як біологічно активної речовини, індукувати зміни у функціональній активності геному.

Оскільки в реалізації генетичної програми розвитку рослин визначальну роль відіграють фітогормони, нами досліджено зміну ендогенного рівня гормонів-активаторів (цитокінінів і ауксинів) у листках вегетуючих рослин пшениці за дії специфічного лектину на насіння (Кириченко, Волкогон, 2010). У літературі існують відомості щодо можливості безпосереднього зв'язування рослинних лектинів із фітогормонами, зокрема встановлено, що лектин лімської квасолі здатний зв'язувати цитокініни через гідрофобні центри зв'язування, не використовуючи при цьому його вуглеводзв'язуючі ліганди (Loris et al., 1998). Показано, що КонА зв'язується з ІОК (Edelman, Wang, 1978). Дослідження здатності АЗП взаємодіяти з природним цитокініном зеатином у системі *in vitro* показало (Авальбаев и др., 2003), що АЗП виявляв спорідненість до зеатину. Заміна АЗП на гліадин або бичачий сироватковий альбумін не призвела до кількісних змін зеатину, що вказувало на нездатність даних білків зв'язувати цитокінін, а також на специфічність АЗП-зеатинової взаємодії. Додавання у середовище інкубування зеатину з АЗП специфічного АЗП гаптену N-ацетил-D-глюкозаміну не призвело до збільшення кількості зеатину, що вказує на користь взаємодії АЗП із зеатином за гідрофобними центрами зв'язування АЗП, які не залежать від його сайтів зв'язування з вуглеводами.

Отже, за рахунок взаємодії з гормонами рослинні лектини здатні впливати на гормональний статус рослин і можуть включатися в сигнальну регуляцію росту і розвитку рослин.

Результати наших досліджень показали (Кириченко, Волкогон, 2010), що за дії АЗП на насіння відбувається зрушення ендогенного гормонального балансу в напрямі зростання вмісту цитокінінів (утричі) та ІОК (удвічі) в листках рослин. При цьому виявлено позитивну зміну морфо-фізіологічних показників розвитку рослин, зокрема, збільшення вмісту хлорофілу та флавоноїдів у листках, активне формування рослинами вегетативної маси і зерна, а також підвищення азотфіксуючої здатності ризосферних мікроорганізмів. Показано, що одним із напрямів дії лектину пшениці на рослину при екзогенному впливі є активізація процесу накопичення хлорофілу, що становить передумову активної фотосинтетичної діяльності рослин. Виявлено пряму залежність між зміною вмісту хлорофілу та ендогенною лектиною активністю листків, а також вмістом хлорофілу та азотфіксуючою активністю ризосферного комплексу мікроорганізмів у ярої пшениці (Кириченко,

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЛЕКТИНІВ

ко, 2008). Коефіцієнти кореляції між ендогенною лектиновою активністю листків та вмістом загального хлорофілу становили в фазі кушіння ($r=0,70$; $R^2=0,48$), трубкування ($r=0,99$; $R^2=0,99$) і колосіння ($r=0,98$; $R^2=0,97$). У фазі колосіння пшениці також встановлено пряму залежність між азотфіксуючою активністю ризосферних мікроорганізмів та ендогенною лектиновою активністю листків ($r=0,70$) і вмістом хлорофілу в них ($r=0,71$). Раніше було визначено динаміку накопичення ендогенних лектинів в листках пшениці (Ямалеєва, 2001) і засвідчено, що їх вміст прямо залежав від площі асиміляційної поверхні листків і абсорбції світла хлорофіл-білковими комплексами.

Отримані дані, які вказують на наявність та функціональну активність лектинів у хлоропластах (Жесткова, Молотковский, 1989; Ямалеєва, 2001; Алексидзе и др., 2002; Doltchinkova, Lambreva 2002), дозволяють припускати участь цих білків як у структурній організації фотосинтетичних систем, так і у регуляції процесу фотосинтезу. Відомо, що лектини здатні індукувати або модифікувати ряд процесів, які відбуваються на мембранах різного типу, в тому числі й хлоропластів, і спричиняти зміни їхньої структурної організації (Жесткова, Молотковский, 1989). Встановлено феномен рН-залежної мембран-мембранної взаємодії, а також регуляції лектинами процесів агрегації між мембранами тилакоїдів (Doltchinkova, Lambreva 2002). Дослідження гемаглютинуючої активності комплексу фотосистеми ФСІ і його складових компонентів показало, що лектиноподібні поліпептиди ФСІ локалізовані в світлозбиральному комплексі. Лектинова активність інгібувалась галактозою та її похідними. Поліпептиди РЦІ та його оточення не мали лектинової активності (Ямалеєва, 2001). Також встановлено (Ямалеєва, 2001), що лектинова активність білків хлоропластів із листків тритикале є асоційованою з комплексом ФСІ. Ця активність інгібується галактозою та її похідними. Пізніше виявлено (Алексидзе и др., 2002), що в умовах *in vitro* за дії очищеного препарату ПЛКІ (пігмент-лектинового комплексу ФСІ) із тритикале суттєво зростала (на 40–50 %) карбоксилазна активність ключового ферменту темної фази фотосинтезу – РБФК. Заміна очищеного ПЛКІ на фракцію тилакоїдів строми, яка була збагаченою на ПЛКІ, знижувала ефект активації ферменту порівняно з очищеним ПЛКІ. У даному варіанті активність РБФК зростала лише на 25–30 %. Лектинову природу активації ферментативної активності РБФК доведено використан-

ням гаптену лектину тилакоїдів строми тритикале – галактураної кислоти. Показано (Алексидзе и др., 2002), що попередня інкубація ПЛКІ із гаптенем знімала стимулюючий вплив ПЛКІ на активність РБФК. За рахунок зв'язування активних центрів лектину з гаптенем була неможливою його взаємодія з ферментом.

У відповідь на дію біотичних і абіотичних факторів навколишнього середовища в рослині відбуваються суттєві метаболічні зміни, спрямованість більшості з яких слід розглядати як універсальну захисну реакцію організму. До біохімічних змін, які визначають стійкість рослин до стресів, відносять такі реакції, як збільшення кількості фенольних сполук, зокрема, флавоноїдів і фітоалексинів, зміна рівня ендогенних лектинів, активності антиоксидантних ферментів, інгібіторів протеаз, фунгітоксичних сполук тощо.

Лектини можуть інактивувати віруси та їх адсорбцію на клітинах за рахунок зв'язування вуглеводних залишків (Евтушенко, 1989). Відбувається склеювання вірусних частинок, зміна їх морфології, але руйнування вірусів при цьому не встановлено. Антивірусна активність притаманна КонА і ФГА, лектину каланхое. У тканинах насіння, листків, стебел яблунь знайдено лектин, який аглютинуює клітини бактерій *Erwinia amilovora*, що вказує на здатність лектинів брати участь в інактивації вірусів і бактерій у провідних тканинах рослин (Ямалеєва, 2001). Лектин бульби картоплі і лектин сої вибірково зв'язують псевдомонади (Ersek et al., 1985). Лектин, виділений із плодів авокадо, здатний пригнічувати ріст гифів фітопатогенних грибів *Fusarium solani*, *F. moniliformis*, *F. culmorum* (Manowski, Rudiger, 1999). Роботи останнього десятиліття (Khurtsidze et al., 2000; Karavaev et al., 2002) свідчать про існування у рослинних лектинів фунгітоксичної та антибактеріальної активностей щодо патогенів. Показано, що лектин насіння гороху пригнічував ріст бактерій і актиноміцетів – *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus*, *Streptomyces albogriseolus*. Дія лектину на бактерії спостерігалася вже через 24 год, на актиноміцети – через 168 год (Khurtsidze et al., 2000). КонА знижує пухлиногенну дію агробактерій на бульби картоплі, а лектин цитрусових пригнічує вплив збудника раку у цих рослин (Ямалеєва, 2001).

Існують відомості про інсектицидну дію фітолектинів (Wang Weifang et al., 2003; Singh et al., 2006). Встановлено (Singh et al., 2006), що лектин насіння сої ($IC_{50} = 54$ мкг/мл) за-

тримував розвиток личинок *Bactrocera cucurbitae*, вихід лялечок і кількість дорослих комах. Використання лектину будри плющеподібної як кормової добавки для личинок колорадського жука засвідчило інсектицидну дію даного білка, пов'язану з його вуглеводною специфічністю до структури антигена Tn (N-ацетилгалактозамін-O-серин або O-треонин білку) (Wang Weifang et al., 2003).

Як прояв неспецифічної реакції рослини на дію біотичних факторів вважають зміну ендогенної лектинової активності в рослинах. Відомо про залежність між вмістом лектинів у рослинах і їхньою чутливістю до зараження патогенами. Встановлено (Адамовская и др., 2002; Молодченкова и др., 2002; Адамовская и др., 2005) різний рівень лектинової активності в проростках кукурудзи, що відрізняються за стійкістю до фузаріозу. Вміст АЗП в насінні різних за чутливістю до кореневих гнилей сортів пшениці варіював від 52 до 256 нг/зерно та 7–195 нг/зерно. Види стійкі до кореневих гнилей мали максимальний вміст АЗП, а саме, більше 300 нг/зерно (Ямалеєва, 2001).

Дослідження лектинової активності калюсних тканин сортів картоплі, які відрізняються за стійкістю до зараження колорадським жуком, показало (Погоріла та ін., 2004), що така активність була тільки у сорту Зарево, котрий характеризується відносною стійкістю до колорадського жука з проявом високої витривалості та антибіотичного впливу на репродуктивну функцію шкідника.

Результатами наших досліджень встановлено, що фітолектини характеризуються фунгітоксичною активністю, оскільки в умовах чистої культури пригнічують, із різним ступенем інтенсивності, ріст патогенних грибів *Fusarium*, а також гальмують проростання спор *Phytophthora infestans* та *Pseudoperonospora cubensis* – збудників фітофторозу томатів і несправжньої борошнистої роси огірків (Кириченко, Сергієнко, 2006), що вказує на можливість використання лектинів як біологічних агентів у розробці екологічних методів захисту рослин (Кириченко и др., 2006; Сергієнко и др., 2006; Сергієнко та ін., 2009). За екзогенної обробки томатів (обприскування вегетуючих рослин) лектини сої та пшениці виявляють захисний ефект при ураженні рослин альтернаріозом і фітофторозом. Максимальна імуностимулююча дія лектинів виявлялася на ранніх етапах розвитку хвороби. Характер такого ефекту був неспецифічним до рослини і специфічним до фітопатогена. Обприскування вегетуючих рос-

лин томатів розчинами лектинів сої та пшениці призводить до суттєвого підвищення врожаю їх плодів. Встановлено неспецифічний характер дії лектинів відносно продуктивності томатів (Кириченко и др., 2006; Сергієнко та ін., 2009), що вказує на можливість використання даних білків як неспецифічних регуляторів росту для широкого кола сільськогосподарських культур.

У відповідь на стресові фактори навколишнього середовища (посуха, осмотичний шок, засолення, гіпер- та гіпотермія, тощо) у вегетуючих рослинах спостерігається суттєве зростання вмісту ендогенних лектинів. Існують відомості про збільшення вмісту лектинів за дії осмотичного стресу (Cammue et al., 1989; Keburia, Alexidze, 2006) і посухи (Chkartishvili et al., 2002), гіпо- (Трифоновна и др., 2001; Chkartishvili et al., 2002; Комарова и др., 2003; Чулкова и др., 2005) та гіпертермії (Шакирова и др., 1995), засолення (Шакирова и др., 1993; Шакирова, Безрукова, 1998; Chkartishvili et al., 2002), механічних ушкоджень (Ямалеєва, 2001), дії важких металів, зокрема кадмію (Bezverkhova et al., 2002).

Нами показано, що в нормальних умовах росту рослин лектин пшениці при екзогенному впливі на насіння активізує захисні системи рослинного організму – антиоксидантну (посилюється активність ферментів пероксидази і каталази), флавоноїдну (збільшується вміст флавоноїдів), зростає активність ендогенного лектину (Кириченко, Тищенко, 2005; Кругова та ін., 2006; Кириченко, 2008). В умовах дії абіотичного чинника (УФ-опромінення) обробка насіння лектином пшениці забезпечує протекторний ефект на рослини на ранньому етапі онтогенезу, складовими біохімічного механізму якого є накопичення флавоноїдів і активація ендогенної лектинової активності (Кириченко, Перковська, 2005). Отже, передпосівна обробка насіння лектином може бути одним із способів посилення адаптаційного потенціалу рослин в умовах підвищених доз УФ-радіації. Отримані результати вказують на можливість використання чистих лектинів або їх композицій як імуномодуляторів для підвищення стійкості рослин.

Природними ристрегуляторами для рослин є агрономічно корисні ґрунтові мікроорганізми, так звані PGPR-бактерії, які разом із рослиною та ґрунтом утворюють цілісну біологічну систему "рослина–ґрунт–мікроорганізми". Дані мікроорганізми характеризуються комплексом позитивних властивостей як щодо рослин, так і щодо ґрунту, зокрема, синтезують ре-

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЛЕКТИНІВ

човини рiстрегуляторної дiї (гормони, вiтамiни, аminerокислоти, тощо), антибиотичнi та фунгiтоксичнi сполуки. Бактерiї здатнi до фiксацiї молекулярного азоту, розщеплення важкорозчинних форм фосфору, очищення ґрунтiв вiд токсичних сполук, тощо (Кругова та iн., 2009; Моргун и др., 2009). Методом аналітичної селекцiї з ґрунту та ризосфери рослин пшеницi нами видiленi мiкроорганiзми, здатнi до фiксацiї молекулярного азоту i є ефективними при бактеризацiї насiння зернової групи (Коць та iн., 2003; 2005; Кириченко та iн., 2005; 2007; 2009; Кириченко и др., 2010). При визначеннi ступеня спорiдненостi таких мiкроорганiзмiв до лектину пшеницi (Кириченко, 2006) вони можуть бути одним iз компонентiв лектин-бактерiальних композицiй на основi аглютинiну зародкiв пшеницi (Кириченко и др., 2005; Моргун и др., 2009). Доведено, що використання для передпосiвної обробки насiння ярої та озимої пшеницi комплексних лектин-бактерiальних композицiй, компонентами яких є лектин пшеницi та бактерiї *Azotobacter chroococcum* T79, активiзувало проростання насiння, рiст i розвиток рослин протягом вегетацiї, вміст хлорофiлу в листках, пiдвищувало зернову продуктивнiсть рослин i полiпшувало якiсть зерна та властивостi посiвного насiння (Кириченко и др., 2005; Кожухар та iн., 2007; 2008; Кожухар, Кириченко, 2009; Кожухарь, Кириченко, 2009; Кожухарь и др., 2010). Також показано, що передпосiвна обробка насiння лектином або його композицiєю з бактерiями чинить стимулюючу дiю на розвиток агрономiчно корисної популяцiї ризосферних дiазотрофiв i олігонiтрофiлiв, результатом чого є збiльшення їхньої кiлькостi та азотфiксуючої активностi в ризосфернiй зонi рослин, а також пiдвищує рiстактивуючу здатнiсть ризосферного ґрунту, що свiдчить про екологічнiсть та безпеку використання лектинiв i їх композицiй у рослинництвi (Кириченко и др., 2005; Кириченко, Жемойда, 2006; Кириченко та iн., 2006).

iз застосуванням гаптену лектину пшеницi N-ацетил-D-глюкозамiну доведено лектинову природу встановлених ефектiв фiзіологічної дiї аглютинiну пшеницi на систему "рослина – ґрунт – мiкроорганiзми". Показано, що гаптен за рахунок блокування активних центрiв бiлка (Кириченко, 2006) частково знімає позитивнi ефекти впливу екзогенного лектину на всi компоненти системи "рослина – ґрунт – мiкроорганiзми" (Кириченко, Тищенко, 2005; Кругова та iн., 2006; Курученко, Perkovska 2007; Курученко, 2009), але не до значень, якi iснують

в нормi, що вказує на збереження аглютинiном його iндукторної здатностi.

Таким чином, результати дослiдження бiологічної активностi екзогенних фiтолектинiв щодо компонентiв системи "рослина–ґрунт–мiкроорганiзми" певною мiрою пояснюють особливостi симбіотичних i патогенних взаємовiдносин макро- i мiкроорганiзмiв та регуляторну роль лектинiв при формуваннi i функцiонуваннi фiтобактерiальних систем, дозволяють оптимiзувати умови створення найбільш ефективних азотфiксуючих систем за рахунок бiологічно активних речовин лектинової, полiсахаридної та фiтогормональної природи, а також дають наукове обґрунтування можливостi застосування рослинних лектинiв, як дiєвих компонентiв комплексних бiологічних композицiй полiвалентної дiї.

ЛІТЕРАТУРА

- Авальбаев А.М., Кильдибекова А.Р., Безрукова М.В. Изучение связывания агглютинина зародышей пшеницы (АЗП) с цитокинами методом иммуноанализа // Биология – наука XXI века: мат-лы 7-ой Пущинской школы-конференции молодых ученых. – Пущино, 2003. – С. 44.
- Адамовская В.Г., Линчевский А.А., Молодченкова О.О. и др. Лектины клеточных стенок проростков ячменя при поражении *Fusarium culmorum* и действию салициловой кислоты // Физиология и биохимия культ. растений. – 2005. – Т. 37, № 3. – С. 267-274.
- Адамовская В.Г., Молодченкова О.О., Цисельская Л.И. и др. Роль салициловой кислоты, лектинов и каталазы в реакциях устойчивости злаковых культур при патогенезе // Укр. бiохiм. журнал. – 2002. – Т. 74, № 4, ч. 2. – С. 113-114.
- Алексидзе Г.Я., Литвинов А.И., Выскребенцева Э.И. Модель организации на мембране тилакоидов комплекса ферментов цикла Кальвина с участием лектина фотосистемы I // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, №1. – С. 155-159.
- Антонюк В.О. Лектины та їх сировинні джерела. – Львів: Кварт, 2005. – 554 с.
- Антонюк Л.П., Беспалова Л.А., Остахина Н.В. Краткосрочные и долгосрочные эффекты при взаимодействии эндофитной бактерии *Azospirillum brasilense* sp. 245 и лектина пшеницы (АЗП) // Онтогенез растений, бiологічна фiксацiя молекулярного азоту та азотний метаболiзм. – Тернопiль, 2001. – С.181-185.
- Антонюк Л.П., Игнатов В.В. О роли агглютинина зародыша пшеницы в растительно-бактериальном взаимодействии: гипотеза и экс-

- периментальные данные в ее поддержку // Физиология растений. – 2001. – Т. 48, № 3. – С. 427-433.
- Безрукова М.В., Кильдибекова А.Р., Авальбаев А.М., Шакирова Ф.М.* Участие агглютинина зародыша пшеницы в регуляции деления клеток апикальной меристемы корней проростков // Цитология. – 2004. – Т. 46, № 1. – С. 35-38.
- Жеребор Т.А.* Дія лектину картоплі на синтез мікроорганізмами фітогормонів // Вісник аграрної науки Причорномор'я. – 2008. – Т. 2, вип. 3 (46). – С. 107-112.
- Жеребор Т.А., Козар С.Ф., Усманова Т.О.* Вплив лектину картоплі на ростову активність діазотрофів // Сільськогосподарська мікробіологія: Міжвід. темат. науковий зб. – Чернігів, 2007. – Вип. 6. – С. 123-131.
- Жесткова И.М., Молотковский Ю.Г.* Влияние лектина из семян сои на структуру и энерготранспортирующие реакции хлоропластов // Уч. зап. Тартуского ун-та. – 1989. – Т. 2, вып. 870. – С. 108-113.
- Евтушенко А.И.* Антивирусные свойства лектинов каланхоэ // Уч. записки Тартуского ун-та. – 1989. – Т. 2, вып. 870. – С. 189-192.
- Карпунина Л.В.* Значение углеводов-белкового узнавания и роль лектинов при формировании различного рода азотфиксирующих систем // Успехи соврем. биологии. – 2002. – Т. 122, № 6. – С. 548-556.
- Кириченко Е.В.* Механизмы ингибирующего влияния минерального азота на процесс формирования бобово-ризобияльной системы // Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – Т. 33, № 2. – С. 95-104.
- Кириченко Е.В.* Взаимоотношения бобовых растений и клубеньковых бактерий на уровне доконтактных взаимодействий при формировании азотфиксирующих систем // Физиология и биохимия культ. растений. – 2002. – Т. 34, № 2. – С. 95-101.
- Кириченко Е.В.* Комплементарное взаимодействие лектинов бобовых растений с суспензиями клубеньковых бактерий как один из показателей специфичности симбионтов // Физиология и биохимия культ. растений. – 2004. – Т. 36, № 4. – С. 301-306.
- Кириченко Е.В.* Взаимодействие растительных лектинов с почвенными азотфиксирующими микроорганизмами // Физиология и биохимия культ. растений. – 2005а. – Т. 37, № 5. – С. 402-405.
- Кириченко Е.В.* Изучение хемотаксиса клубеньковых бактерий люпина к органическим веществам // Микробиол. журн. – 2005б. – Т. 67, № 3. – С. 19-26.
- Кириченко Е.В.* Биологическая активность лектинов бобовых растений относительно клубеньковых бактерий // Междунар. конф. «Фундаментальные и прикладные аспекты исследования симбиотических систем». – Саратов, 2007. – С. 88.
- Кириченко Е.В., Жемойда А.В., Коць С.Я.* Влияние растительно-бактериальной композиции на продуктивность яровой пшеницы // Агрехимия. – 2005. – № 10. – С. 41-47.
- Кириченко Е.В., Маличенко С.М.* Влияние лектинов бобовых растений на проявление симбиотических свойств клубеньковыми бактериями в бобово-ризобияльном симбиозе // Физиология растений. – 2000а. – Т. 47, № 2. – С. 221-225.
- 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. – 2000б. – Т. 32, № 5. – С. 410-415.
- Кириченко Е.В., Маличенко С.М., Старченков Е.П.* Влияние различных концентраций минерального азота на жизнеспособность *Bradyrhizobium* в чистой культуре // Физиология и биохимия культ. растений. – 1993. – Т. 25, № 1. – С. 24-28.
- Кириченко Е.В., Перковская Г.Ю., Сергиенко В.Г.* Влияние растительных лектинов на заболеваемость и урожай томатов // Микология и фитопатология. – 2006. – № 4. – С. 330-336.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В.* Влияние растительных лектинов на рост культур почвенных микроорганизмов // Агроекол. журн. – 2005а. – № 4. – С. 52-56.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В.* Влияние экзогенного лектина сои на развитие и азотфиксирующую активность корневых клубеньков и диазотрофных микроорганизмов в ризосферной зоне растений // Физиология и биохимия культ. растений. – 2005б. – Т. 37, № 2. – С. 139-146.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В.* Лектин сои как компонент комплексного биопрепарата на основе *Bradyrhizobium japonicum* 6346 // Прикл. биохимия и микробиология. – 2006. – Т. 42, № 2. – С. 219-223.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В., Жемойда А.В., Омельчук С.В.* Влияние лектинов бобовых растений разной специфичности на развитие проростков сельскохозяйственных культур // Физиология и биохимия культ. растений. – 2004. – Т. 36, № 5. – С. 390-397.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В., Жемойда А.В., Омельчук С.В.* Влияние специфичного экзогенного лек-

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЛЕКТИНІВ

- тина на развитие растений сои в ранние фазы онтогенеза // Онтогенез растений, біологічна фіксація молекулярного азоту та азотний метаболізм. – Тернопіль, 2001. – С. 78-81.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В., Жемойда А.В., Омельчук С.В. Применение экзогенного лектина сои для повышения эффективности соеворизобияльного симбиоза // Новые технологии получения и применения биологически активных веществ. – Симферополь, 2002. – С. 240-241.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В., Коць С.Я. Значение ризобияльных экзогликанов в процессе формирования и функционирования соеворизобияльного симбиоза // Прикл. биохимия и микробиология. – 2004а. – Т. 40, № 5. – С. 567-570.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В., Коць С.Я. и др. Влияние лектина из семян сои на продуктивность сои // Агрехимия. – 2004б. – № 11. – С. 58-62.
- Кириченко Е.В., Титова Л.В., Коць С.Я. Эффективность бактериализации семян пшеницы яровой новым штаммом *Azotobacter chroococcum* T79 // Stintia Agricola. – 2010. – № 1. – С. 21-24.
- Кириченко О.В. Лектины бобовых растений та їх роль у формуванні бобово-ризобіального симбіозу // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К., 2001а. – Т. 1. – С. 245-247.
- Кириченко О.В. Полісахариди бульбочкових бактерій та їх роль у формуванні бобово-ризобіального симбіозу // Фізіолого-біохімічні особливості живлення рослин біологічним азотом. – К.: Логос, 2001б. – С. 57-79.
- Кириченко О.В. Хемотаксис ризобій люпину до амінокислот, цукрів, солей органічних кислот у присутності мінерального азоту // Физиология и биохимия культ. растений. – 2005. – Т. 37, № 4. – С. 333-340.
- Кириченко О.В. Зміна активності лектину пшениці та ступеня його взаємодії з різними компонентами при створенні композицій лектинової природи // Укр. біохім. журнал. – 2006. – Т. 78, № 6. – С. 105-112.
- Кириченко О.В. Вплив передпосівної обробки насіння пшениці аглютиніном пшеничних зародків на вміст хлорофілу і лектинову активність у листках та азотфіксувальну здатність ризосферних мікроорганізмів // Укр. біохім. журн. – 2008. – Т. 80, № 1. – С. 107-113.
- Кириченко О.В. Роль лектинів бобових рослин в активізації симбіотичних властивостей специфічних ризобій при утворенні та функціонуванні симбіозу // С.-г. мікробиологія. – 2009. – Вип. 9. – С. 43-58.
- Кириченко О.В., Волкогон М.В. Вплив аглютиніну зародків пшениці при передпосівній обробці насіння на рівень цитокінінів і ауксинів у листі рослин // Доп. НАН України. – 2010. – № 6. – С. 144-151.
- Кириченко О.В., Жемойда А.В. Екологічні аспекти застосування рослинних лектинів для передпосівної обробки насіння сої та пшениці // Агроекол. журн. – 2006. – № 3. – С. 42-48.
- Кириченко О.В., Жемойда А.В., Капралова Ю.О. Морфолого-культуральні та фізіолого-біохімічні властивості ізолятів ризосферних діазототрофів пшениці // XII з'їзд Товариства мікробіологів України. – Ужгород: Патент, 2009. – С. 378.
- Кириченко О.В., Жемойда А.В., Капралова Ю.О. Особливості розвитку рослин ярої пшениці та ризосферних мікроорганізмів-азотфіксаторів за умов передпосівної бактеризації насіння // Живлення рослин: теорія і практика. – К.: Логос, 2005. – С. 306-314.
- Кириченко О.В., Коць С.Я. Хемотаксис *Bradyrhizobium* sp. (*Lupinus*) до амінокислот, ідентифікованих в корневих виділеннях люпину // Наук. записки Тернопільського держ. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. – 2002. – № 3. – С. 39-41.
- Кириченко О.В., Ліхолат Д.А. Нітрогеназна, фотосинтетична та лектинова активності сої за дії на насіння лектиновмісних композицій // Фактори експериментальної еволюції організмів. – К.: Логос, 2006. – С. 576-582.
- Кириченко О.В., Маліченко С.М. Спосіб підвищення симбіотичних властивостей повільнорослих бульбочкових бактерій *Bradyrhizobium* // Патент України на винахід № 55620А СО5F11/08. – 15.04.03. Бюл. № 4.
- Кириченко О.В., Маліченко С.М., Косенко Л.В. Екзополісахариди бульбочкових бактерій люпину та сої і їх роль у встановленні симбіотичних зв'язків між ризобіями та бобовими рослинами // Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – Т. 33, № 6. – С. 539-544.
- 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. – Т. 21, № 5. – С. 413-418.
- Кириченко О.В., Сергієнко В.Г. Фунгітоксична активність рослинних лектинів // Физиология и биохимия культ. растений. – 2006. – Т. 38, № 6. – С. 526-534.
- Кириченко О.В., Титова Л.В., Береговенко С.К., Мамченко П.М. Специфіка формування симбіотично-

- го апарату у сої при інокуляції гомо- та гетерологічними бульбочковими бактеріями // Физиология и биохимия культ. растений. – 2002. – Т. 34, № 5. – С. 443-448.
- Кириченко О.В., Титова Л.В., Жемойда А.В. та ін.* Симбіотичні властивості *Bradyrhizobium japonicum* 6346 за дії фіторегулятора Reglalg // Мікробіол. журн. – 2008. – Т. 70, № 1. – С. 17-24.
- Кириченко О.В., Титова Л.В., Коць С.Я.* Вплив передпосівної обробки насіння пшениці лектином на ріст рослин та азотфіксувальну активність ризосферних мікроорганізмів // Физиология и биохимия культ. растений. – 2006. – Т. 38, № 3. – С. 228-234.
- Кириченко О.В., Титова Л.В., Коць С.Я.* Скринінг ефективних азотфіксувальних мікроорганізмів ризосферного ґрунту // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. – К.: Логос, 2007. – С. 351-355.
- Кириченко О.В., Титова Л.В., Коць С.Я.* Спосіб підвищення симбіотичних властивостей бульбочкових бактерій сої // Патент України на винахід № 62819A G05F11/08. – 15.12.2003. Бюл. № 12.
- Кириченко О.В., Тищенко О.М.* Вплив екзогенного специфічного лектину на ендогенну лектинову активність пшениці // Укр. біохім. журн. – 2005. – Т. 77, № 4. – С. 133-137.
- Кожухар Т.В., Кириченко О.В.* Вплив передпосівної обробки насіння біологічними композиціями і мінерального удобрення на якість зерна пшениці озимої // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 486-491
- Кожухар Т.В., Кохан С.С., Кириченко О.В.* Варіювання урожайності та якості зерна озимої м'якої пшениці в межах одного сорту залежно від удобрення // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. – 2008. – № 7. – С. 15-20. (доп. 2009. – № 8 (2). – С. 130).
- Кожухар Т.В., Кохан С.С., Кириченко О.В.* Вплив біологічних препаратів на посівні властивості насіння озимої пшениці за різних режимів зберігання // Науковий вісник Нац. аграрн. ун-ту. – 2007. – № 105. – С. 99-105.
- Кожухарь Т., Кириченко Е.* Влияние биологических препаратов и минерального удобрения на формирование элементов структуры урожая пшеницы озимой // Stiinta Agricola. – 2009. – № 1. – С. 15-19.
- Кожухарь Т.В., Кириченко Е.В., Кохан С.С.* Влияние предпосевной обработки семян биологическими композициями и минеральных удобрений на содержание хлорофилла в листьях пшеницы озимой // Агробиохимия. – 2010. – № 1. – С. 61-67.
- Комарова Э.Н., Вискребенцева 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. – Т. 50, № 4. – С. 511-516.
- Коннова С.А., Скворцов И.М., Макаров О.Е. и др.* Полисахаридные комплексы, выделяемые *Azospirillum brasilense*, и их возможная роль во взаимодействии бактерий с корнями пшеницы // Микробиология. – 1995. – Т. 64, № 6. – С. 762-768.
- Косенко Л.В.* Лектин-углеводные взаимодействия клубеньковых бактерий кормовых бобов и *Vicia faba* L. как фактор специфичности и эффективности их симбиоза // Микробиология. – 1992. – Т. 61, вып. 6. – С. 1043-1050.
- Косенко Л.В.* Екологічна роль лектинів бобових рослин // Физиология растений в Україні на межі тисячоліть. – К., 2001. – Т. 1. – С. 248-251.
- Косенко Л.В., Мандровская Н.М.* Влияние лектина гороха на рост микросимбионтов гороха и биосинтез ими экзогликанов // Микробиология. – 1998. – Т. 67, № 5. – С. 626-630.
- Коць С.Я., Береговенко С.К., Кириченко Е.В., Мельникова Н.Н.* Особенности взаимодействия растительный и азотфиксирующих микроорганизмов. – Киев: Наук. думка, 2007. – 316 с.
- Коць С.Я., Титова Л.В., Кириченко О.В. та ін.* Ефективність препаратів ризосферних діазотрофів при вирощуванні ярої пшениці // Живлення рослин: теорія і практика. – К.: Логос, 2005. – С. 328-337.
- Коць С.Я., Титова Л.В., Кириченко О.В. та ін.* Штам бактерій *Azotobacter chroococcum* T79 для одержання бактеріального добрива під сою // Патент України на винахід № 62820A C05F11/08, C12N1/20. – 15.12.2003. Бюл. № 12.
- Кругова О.Д., Мандровська Н.М., Кириченко О.В.* Вплив екзогенного лектину на активність антиоксидантних ферментів, ендогенного лектину і вміст флавоноїдів у пшениці // Укр. біохім. журн. – 2006. – Т. 78, № 2. – С. 106-112.
- Кругова О.Д., Мандровська Н.М., Кириченко О.В.* Утворення симбіозу рослинами конюшини та *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* 22 із плазмідною біодеградації ксенобіотиків RP4:TOL // Агроекол. журн. – 2009. – № 4. – С. 52-57.
- Лубянова А.Р., Фатхутдинова Р.А., Безрукова М.В., Шакирова Ф.М.* Ростстимулирующий и защитный эффекты фитогеммагглютинина на растения фасоли. I. Влияние фитогеммагглютинина на рост и гормональный статус корней проростков // Вісник Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2009. – Вип. 1 (16). – С. 39-44.

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЛЕКТИНІВ

- Маличенко С.М., Назаренко Н.И., Кириченко Е.В., Старченков Е.П. О значении лектина корней люпина в установлении контакта между растениями и ризобиями при формировании симбиоза // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – Т. 26, № 4. – С. 333-337.
- Матвеева Н.П., Андреюк Д.С., Лазарева Е.Т., Ермаков И.П. Влияние конканавалина А на величину мембранного потенциала и внутриклеточное рН в процессе активации пыльцевого зерна табака *in vitro* // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 4. – С. 549-554.
- Молодченкова О.О., Адамовская В.Г., Левицкий Ю.А. и др. Ответная реакция растений кукурузы на действие салициловой кислоты и *Fusarium moniliforme* // Прикл. биохимия и микробиология. – 2002. – Т. 38, № 4. – С. 441-446.
- Моргун В.В., Коць С.Я., Кириченко Е.В. Рост-стимулирующие ризобактерии и их практическое применение // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009. – Т. 41, № 3. – С. 187-207.
- Никитина В.Е., Богомолова Н.В., Пономарева Е.Г., Соколов О.И. Влияние лектинов азоспирилл на способность семян к прорастанию // Изв. Российской АН. Сер. биологическая. – 2004. – № 4. – С. 431-435.
- Погоріла Н.Ф., Панюта О.О., Кухтей Р.Р. та ін. Аглютинувальні білки картоплі, фракціоновані з бульб у різні фази розвитку // Физиология и биохимия культ. растений. – 2004. – Т. 36, № 1. – С. 78-83.
- Садовникова Ю.Н., Беспалова Л.А., Антонюк Л.П. Агглютинин зародышей пшеницы является фактором роста для бактерии *Azospirillum brasilense* // Докл. АН [Россия]. – 2003. – Т. 389, № 4. – С. 544-546.
- Самородов В.Н., Поспелов С.В. Лектины как регуляторы завязывания плодов и эмбриогенеза у груши при разных формах опыления // Уч. зап. Тартуского ун-та. – 1989. – Т. 2, вып. 870. – С. 132-134.
- Сергиенко В.Г., Перковская Г.Ю., Титова Л.В., Кириченко Е.В. Применение биологически активных веществ против болезней томатов // Междунар. конф. «Стратегия защиты растений в III тысячелетии». – Минск, 2006. – С. 506-509.
- Сергієнко В.Г., Кириченко О.В., Перковська Г.Ю. Спосіб використання рослинних лектинів для захисту овочевих культур від хвороб // Патент України на корисну модель № 41723. – 10.06.2009. – Бюл. № 11.
- Трифоновна Т.В., Максютова Н.Н., Тимофеева О.А. Активность растворимых лектинов проростков пшеницы при инфицировании микоплазмами и при действии низких температур // Цитология. – 2001. – Т. 43, № 4. – С. 403-404.
- Чулкова Ю.Ю., Гараева Л.Д., Тимофеева О.А., Хохлова Л.П. Лектиновая и митотическая активность корневых меристем озимой пшеницы в связи с действием оризалина // Цитология. – 2005. – Т. 47, № 2. – С. 163-171.
- Чумаков М.И. Участие поверхностных полисахаридов и белков бактерий семейства *Rhizobiaceae* в адсорбции и прикреплении к поверхности растений // Микробиология. – 1996. – Т. 65, № 6. – С. 725-739.
- Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. Изменение содержания АБК и лектина в корнях проростков пшеницы под влиянием 24-эпибрассинолида и засоления // Физиология растений. – 1998. – Т. 45, № 3. – С. 451-455.
- Шакирова Ф.М., Безрукова М.В., Шаяхметов И.В. Влияние теплового стресса на динамику накопления АБК и лектина в клетках каллуса пшеницы // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 5. – С. 700-702.
- Шакирова Ф.М., Безрукова М.В., Хайруллин Р.М. Увеличение уровня лектина в проростках пшеницы под влиянием солевого стресса // Изв. Российской АН. Сер. биологическая. – 1993. – № 1. – С. 142-145.
- Ямалеева А.А. Лектины растений и их биологическая роль. – Уфа: РИЦ Башкирского ун-та, 2001. – 202 с.
- Alenkina S. A., Payusova O. A., Nikitina V. E. Effect of *Azospirillum* lectins on the activities of wheat-root hydrolytic enzymes // Plant Soil. – 2006. – V. 283. – P. 147-151.
- Barazani Oz, Friedman J. Effect of exogenously applied L-tryptophan on allelochemical activity of plant-growth-promoting rhizobacteria // J. Chem. Ecol. – 2000. – V. 26. – P. 343-349.
- Belkhuir A.M., Zhou X., Smith D.L. Response of soybean (*Glycine max* L. Merr.) cultivars to genistein-preincubated *Bradyrhizobium japonicum*: Nodulation and dry matter accumulation under Canadian shot-season condition // J. Agron. and Crop. Sci. – 2000. – V. 185. – P. 167-175.
- Bezrukova M., Kildibekova A. WGA reduces the level of oxidative stress in wheat seedlings under salinity // Plant Growth Regul. – 2008. – V. 54. – P. 195-201.
- Bezverkhova N.V., Satronova V.I., Antonyuk L.P., Belimov A.A. Involvement of the bacterium *Azospirillum brasilense* in wheat tolerance to cadmium // Metal Ions in Biol. And Med. – 2002. – V. 7. – P. 268-271.

- Brelles-Marino G., Costa G.A., Boiardi J.L.* Enhancement of infection thread formation by *Rhizobium etli* incubated with bean seed lectin // *Microbiol. Res.* – 1996. – V. 151. – P. 243-246.
- 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. – V. 91. – P. 1432-1435.
- Chkartishvili K., Kalina O., Zarkua M. et al.* Influence of same stress factors on growth, development and lectin activity of *Kalanchoe daigremontiana* plantlets // *Bull. Georg. Acad. Sci.* – 2002. – V. 166. – P. 545-548.
- 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. – V. 28. – P. 45-58.
- Edelman G.M., Wang J.L.* Binding and functional properties of Concanavalin A and its derivatives // *J. Biol. Chem.* – 1978. – V. 253. – P. 3016-3022.
- Ersek T., Gaborijany R., Holtrzi P. et al.* Host penetration and pathological histology in gray leaf spot of potato // *Phytopathol. Z.* – 1985. – V. 133. – P. 260-270.
- Etzler M.E., Kalsi G., Ewing N.N. et al.* A nod factor binding lectin with apyrase activity from legume roots // *Plant Biol.* – 1999. – V. 96. – P. 5856-5861.
- Fons F., Amellal N., Leyval C., Saint-Martin N., Henry M.* Effects of gypsophila saponins on bacterial growth kinetics and on selection of subterranean clover rhizosphere bacteria // *Can. J. Microbiol.* – 2003. – V. 49. – P. 367-373.
- Halverson L. J., Stacey G.* Effect of lectin on nodulation by wild-type *Bradyrhizobium japonicum* and nodulating defective mutant // *Appl. and Environ. Microbiol.* – 1986. – V. 51. – P. 753-760.
- Karavaev V.A., Solntsev M.K., Kuznetsov A.M. et al.* Plant extracts as the source of physiologically active compounds suppressing the development of pathogenic fungus // *Plant Prot. Sci.* – 2002. – V. 38, spec. issue 1. – P. 200-204.
- Karpati E., Kiss P., Ponyi T. et al.* Interaction of *Azospirillum lipoferum* with wheat germ agglutinin stimulates nitrogen fixation // *J. Bacteriol.* – 1999. – V. 181. – P. 3949-3955.
- Keburia N., Alexidze G.* On the physiological role of galactose-specific lectins from mistletoe (*Viscum album* L.) // *Bull. Georg. Acad. Sci.* – 2006. – V. 173. – P. 130-133.
- Khurtsidze M., Lomtadze Z., Shiukoshvili T. et al.* The impact of plant seed protein fraction with lectin activity on multiplication of bacteria and actinomycetes // *Bull. Georg. Acad. Sci.* – 2000. – V. 162. – P. 552-555.
- Kyrychenko O.* Effect of exogenous lectin and its composition with *Bradyrhizobium japonicum* on the lectin activity of soybean seeds // *ESNA XXXVIII Annual Meeting.* – Krakow (Poland), 2008a. – P. 231.
- Kyrychenko O.* Practice of soybean and wheat lectins use for the plant growing // *Problems of biogeochemistry and geochemical ecology.* – 2008b. – V. 1, № 5. – P. 99-105.
- Kyrychenko O.V.* Changes of biological activity of wheat germ agglutinin under affecting of its hapten // *ESNA XXXIX Annual Meeting.* – Brno (Czech Republic), 2009. – P. 68.
- Kyrychenko O.V., Perkovska G.Yu.* Effect of hapten, N-acetyl-D-glucosamin, on biological activity of the wheat lectin // *Gen. Appl. Plant Physiol.* – 2007. – V. 33. – P. 141-154.
- Kyrychenko O., Tytova L.* Effect of soybean lectin with *Bradyrhizobium japonicum* on the forming and functioning of soybean-rhizobium symbiosis // *ESNA XXXII Annual meeting.* – Warsaw (Poland), 2002. – P. 89.
- Kyrychenko O., Tytova L.* The possible signaling role of soybean lectin on the formation and functioning of soybean-rhizobium symbiosis // *11 Inter. Congress on Molecular Plant-Microbe Interaction.* – S.-Petersburg (Russia), 2003. – P. 303.
- Lodeiro A.R., Lopez-Garcia S.L., Vazquer T.E., Favell G.* Stimulation of adhesiveness, infectivity and competitiveness for nodulation of *Bradyrhizobium japonicum* by its pretreatment with soybean seed lectin // *FEMS Microbiol. Let.* – 2000. – V. 188. – P. 177-184.
- Loris R., Hamelryck T., Bouckaert J., Wyns L.* Legume lectin structure // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1998. – V. 1383. – P. 9-36.
- Manowski C., Rudiger H.* An erythrocyte agglutinating and antifungal factor from avocado (*Persea Americana*, Lauraceae) seeds // *Abstr. Interlec 18.* – Univ. of Portsmouth Faculty of Science. – 1999. – P. 49.
- Mora P., Rosconi F., Fragueas L.F. et al.* *Azospirillum brasilense* Sp7 produces an outer-membrane lectin that specifically binds to surface-exposed extracellular polysaccharide produced by the bacterium // *Arch. Microbiol.* – 2008. – V. 189. – P. 519-524.
- Rudiger H., Gabius H.-J.* Plant lectins: occurrence, biochemistry, functions and applications // *Glycoconj. J.* – 2001. – V. 18. – P. 589-613.
- Singh K., Kaur M., Rup P. J., Singh J.* Exploration for anti-insect properties of lectin from seeds of soybean (*Glicine max*) using *Bactrocera cucurbitae* as a

БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ЛЕКТИНІВ

- model // *Phytoparasitica*. – 2006. – V. 34. – P. 463-473.
- Singh R. S., Tiwary A. K., Kennedy J. F. Lectins: sources, activities and applications // *Critical Reviews in Biotechnology*. – 1999. – V. 19. – P. 145–178.
- Walker T.S., Bais H.P., Grotewold E. et al. Root exudation and rhizosphere biology // *Plant Physiol.* – 2003. – V. 132. – P. 44-51.
- Wall L.G., Favelukes G. Early recognition in the *Rhizobium meliloti* - alfalfa symbiosis: root exudate factor stimulates root adsorption of homologous rhizobia // *J. Bacteriol.* – 1991. – V. 173. – P. 3492-3499.
- Wang Weifang W., Hause B., Peumans W.J. et al. The Tn antigen-specific lectin from ground ivy is an insecticidal protein with an unusual physiology // *Plant Physiol.* – 2003. – V. 132. – P. 1322-1334.
- Yegorenkova I. V., Konnova S. A., Sachuk V. N. et al. *Azospirillum brasilense* colonisation of wheat roots and the role of lectin-carbohydrate interactions in bacterial adsorption and root-hair deformation // *Plant Soil.* – 2001. – V. 231. – P. 275-282.

Надійшла до редакції
19.04.2011 р.

BIOLOGICAL ACTIVITY OF EXOGENOUS LECTINS AT FORMING AND FUNCTIONING OF PHYTOBACTERIAL ASSOCIATIONS

O. V. Kyrychenko

*Institute of Plant Physiology and Genetics
National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

The review provides complex analysis of studies over the biological activity and influence of exogenous application of phytolectins on plants, soil microorganisms (nodule bacteria, rhizospheric diazotrophs, phytopathogenic fungi) at forming and functioning of phytobacterial symbioses. The possibility of plant lectins use as biologically active components of agricultural technologies is discussed.

Key words: *phytolectins, hapten, biological activity, nodule bacteria, rhizosphere, diazotrophs, phytopathogenic fungi, lectin-bacterial compositions*

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЭКЗОГЕННЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ЛЕКТИНОВ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ФИТОБАКТЕРИАЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ

Е. В. Кириченко

*Институт физиологии растений и генетики
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

В обзоре представлен комплексный анализ результатов изучения биологической активности фитолектинов при экзогенном действии на растения, почвенные микроорганизмы, такие как клубеньковые бактерии, ризосферные азототрофы, фитопатогенные грибы при формировании и функционировании фитобактериальных симбиозов. Обсуждается возможность применения растительных лектинов как биологически активных компонентов в агробиотехнологиях.

Ключевые слова: *фитолектины, гаптен, биологическая активность, клубеньковые бактерии, ризосфера, азототрофы, фитопатогены, лектин-бактериальные композиции*