

3. Федорчук М.І. Класифікація лікарських рослин: метод. розробка / М.І. Федорчук. - Херсон: Колос, 2004.- 19 с.
4. Зінченко О.І. та ін. Рослинництво: Підручник / О.І. Зінченко, В.Н. Салатенко, М.А. Білоножко; За ред. О.І. Зінченка. - К.: Аграрна освіта: 2001. - 591 с.
5. Никитин Д.И. Масличные культуры. / Д.И. Никитин. – Запорожье: ИПК «Запоріжжя», 1996. – 255 с.
6. Олійні культури в Україні: Навч. посіб. / За ред. В.Н. Салатенка. – К. Основа, 2008. - 420 с.
7. Наукові основи агропромислового виробництва в зоні Степу України / Редкол.: М.В. Зубець (голова редакційної колегії) та ін. – К. : Аграрна наука, 2004. – 607 с.
8. Горницкий К.С. Заметки об употреблении в народном быту некоторых дикорастущих и разводимых растений Украинской флоры / Горницкий К. С.- Харьков, 1987.- 220 с.
9. Кисничан Л.П. Нетрадиционные и лекарственные растения - источник лекарственного сырья / Л.П. Кисничан, В.Е. Мику // Практическая фитотерапия. - 1999.- №3. – С. 68-71.
10. Гинзбург А.С. Упрощенный способ определения количества эфирного масла в эфирноносках / Гинзберг А. С.// Химико-фармацевтическая промышленность.-1932.- № 8-9.- С. 326-329.
11. Основы фитомониторинга (мониторинг физиологических процессов в растениях) / [Ильницкий О. А., Бойко М. Ф., Федорчук М. И., Деревянко В. Н.].- Херсон: Айлант, 2005.- 346 с., ил.

УДК 633.11:577.112

БУДОВА, ЛОКАЛІЗАЦІЯ ТА ФУНКЦІЇ ЛЕКТИНІВ РОСЛИН РОДУ *TRITICUM L.*

Чеботарьова Л.В. – аспірант, Полтавська ДАА

Постановка проблеми. Організація вищих рослин багаторівнева і структурно-функціонально складна. З метою підвищення продуктивності і отримання високоякісної екологічно безпечної продукції пшениці сьогодні активно досліджуються питання такої ж багаторівневої системи захисту рослин, здатної забезпечити відповідь і адаптацію до стресових навантажень кожного ієрархічного структурно-функціонального рівня: рослини в цілому, його окремих органів, тканин, клітин, їх структурних і молекулярних компонентів. Гостро постає питання дослідження механізмів, які лежать в основі антистресового ефекту, і ті, що сприяють підвищенню неспецифічної стійкості у рослин пшениці. Центральну роль у даних процесах відіграють лектини. Специфічне лектин-рецепторне розпізнавання є універсальним механізмом, який 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 [43].

В ході експериментальних досліджень для аналізу отриманих результатів та пояснення особливостей прояву активності лектинів пшениці озимої постало питання вивчення їх будови, основних місць локалізації, особливостей переміщення по рослині в ході онтогенезу, умов синтезу і накопичення; з'ясування фізіологічних функцій та участі у формуванні адаптивних реакцій при дії стрес-факторів.

Стан вивчення проблеми. Питання будови, локалізації лектинів пшениці, методи очищення широко висвітлені в працях В.О. Антонюка, М.Д. Луцка. Особливості гормональної регуляції синтезу лектинів, взаємодію їх із фітогормонами детально вивчали російські вчені лектинологи Ф.М. Шакірова, А.А. Ямолєєва, О.А. Тимофєєва. Вони досліджують також участь лектинів у формуванні відповіді на дію абіотичного і біотичного стресу. в Україні цими питаннями займаються Д.М. Ситніков, О.В. Кириченко, О.О. Молодченкова. Названі вчені паралельно вирішують питання агроекологічного значення лектинів пшениці, їх біологічної ролі і перспективи використання в селекційних програмах, в розробках сучасних методів захисту рослин від хвороб та інше.

Методика досліджень. Методологічною основою дослідження стали фундаментальні, монографічні, періодичні наукові праці вчених з питань біохімії, фізіології рослин, агроекології та рослинництва. Для роботи з теоретичним матеріалом використовували загальнонаукові методи: узагальнення, дедукції, аналогії, порівняльного аналізу, синтезу та інші методи.

Результати досліджень. Родина Злакових (Poaceae) нараховує більше 700 родів і понад 10000 видів рослин, які поширені по всій Земній кулі. Однак, на наявність у них лектинів досліджено не більше 200 видів, а серед сільськогосподарських рослин 100 видів [4]. Лектини злакових зв'язують N-ацетил-D-глюкозамін і хітинові олігосахариди, вони можуть бути або чистими білками (пшениця, жито, рис) або глікопротеїнами, де вуглеводів міститься до 30-50% (сорго, пирій повзучий, ковила пірчаста) [4, 25]. Так, лектини зародків жита і ячменю складаються з двох субодиниць, з'єднаних дисульфідними зв'язками, мають подібний амінокислотний склад та вуглеводну специфічність, беруть участь у захисних реакціях при ураженні фузаріозом і сажковими грибами [47]. У вівса та кукурудзи досить низький рівень лектинів [4], на відміну від хлібних злаків вони не взаємодіють з N-ацетил-D-глюкозаміном, але дають перехресну реакцію з антитілами проти аглютиніну зародка пшениці (АЗП). Лектини вівса володіє гемаглютинуючою активністю щодо кролячих еритроцитів [27] Високу біологічну активність мають лектини кукурудзяних рилець, вони володіють аглютинуючою і мітотичною здатністю; підвищують проникність мембран рослинних клітин, це має значення при відновленні декоративних якостей зів'язлих, але життєздатних зрізаних квітів. Лектини приймочок маточок кукурудзи беруть участь в розпізнаванні пилку кукурудзи, вони відрізняються за специфічністю від лектинів зародків цієї рослини [13]. Також конмаїдин при нанесенні на квітки груші підвищує ступінь зав'язування плодів як у відсутність запилення, так і при самозапиленні [32]. Лектин рису (лектин

Oryzata), був знайдений у даній культурі у відповідь на сольовий стрес, висушування, обробку жасмонатом і абсцизовою кислотою [4]. Пізніше, гомологи *Oryzata* були виявлені й у інших злакових – овес, ячмінь, пшениця, жито, кукурудза. Ці лектини локалізовані у цитоплазмі та ядрі клітин усіх тканин рослин. Припускають, що в основі їх дії лежить взаємодія з манозовмісними кон'югатами, які присутні в цитоплазматичних та ядерних компартментах клітини, є експериментальні докази структурної ролі манозоспецифічних лектинів в утворенні контактів між органоїдами клітини і цитоскелетом [36]. Виявлено, що лектини злакових (одного таксона), а також папоротей, бобових, пасльонових мають ідентичні або подібні послідовності амінокислот на різних ділянках молекули, що безсумнівно засвідчує спільність їхнього походження й значну стабільність у ході еволюції [10].

Будова, локалізація лектинів злакових та регуляція синтезу. У злакових поширені лектини, які за структурними особливостями відносять до класу манозоспецифічних [33]. Лектини хлібних злаків хітиносспецифічні (активний центр найбільш комплементарний до хітотріози), можуть вміщувати у своїй структурі від двох до семи тандемно розміщених гевейнових доменів (цистеїнові залишки з'єднані між собою дисульфідними містками) [18, 25]. Їх відносять до класу манозоспецифічних лектинів [33]. Видова специфічність лектиновмісних фракцій білків дає змогу використовувати їх як маркери в селекційно-генетичних дослідженнях [42]. Понад 50% лектинів злакових культур локалізується в коренях [20]. У зрілих зародках пшениці вони містяться в поверхневих шарах клітин зародкового кореня, перших адвентивних коренях, колеоптелі та щитку. У клітині знаходяться у вакуолі, звідки дискретують у міжклітинний простір і зовнішнє середовище [40]. Значна кількість лектинів міститься в насінні, де їх рівень досягає 10-15% загального вмісту запасних білків [20]. Вони також виявлені у стеблах, листках і генеративних органах рослин [44].

Аглютинін зародку пшениці (АЗП) – типовий представник класичних лектинів, незалежно від числа ізоформ, є хітин специфічним лектином, тобто зв'язується з N-ацетил-D-глюкозаміном, його олігомерами чи полімером – хітином. Відомо, що функції даного лектину пов'язані з його специфічністю. АЗП-подібні лектини виявлені у 90 видів злаків [40]. М'яка пшениця має гексаплоїдний геном, утворений злиттям трьох геномів – А, В, Д; і оскільки АЗП складається з двох однакових субодиниць, рослини м'якої пшениці можуть містити 6 ізолектинів, що характеризуються 93-95% ідентичністю за нуклеотидною і амінокислотною послідовністю. У твердій пшениці АЗП представлений теж декількома ізоформами, однак це навряд чи визначає його функції [10].

АЗП в тканинах пшениці локалізований, не лише у зародках (поверхневому шарі клітин зародкового корінчика, адвентивних коренях, колеоптелі і щитку), а й у чохлаку і кінчиках додаткових коренів, в основі стебла рослини [9]. Характерною особливістю розміщення АЗП є присутність його у тих клітинах і тканинах, які контактують з ґрунтом в період проростання насіння. На субклітинному рівні він локалізується у вакуолях, на периферії клітин, в матриксі периферичних білкових тілець, в зоні наближеній до мембран, а також в зоні між клітинною стінкою і плазмолемою [4]. У пшениці масовий синтез спостерігається під час ембріогенезу у ході формування насіння у зародку. Лектини егілопса, ячменю, жита, рису мають високу ступінь спорідненості за

імунологічним і біохімічним складом та цукроспецифічністю з АЗП пшениці, тому синтезуються і накопичуються у той же період. Лектини названих злакових рослин і ще інших 90 видів, об'єднують в одну групу «злакових лектинів», це вказує на високу консервативність генів лектинів злаків в еволюції [42].

В регуляції синтезу лектинів рослин роду *Triticum* L. беруть участь фітогормони (індолілоцтва (ІОК) та абсцизова (АБК) кислоти), які концентруються у зародкових осях. Ф.М. Шакірова і співавтори вперше виявили індукцію накопичення лектинів пшениці в коренях проростків під впливом фітогормонів (гіберелінової кислоти, 2,4-епібрасиноліду, ІОК, АБК) й припустили можливість їх участі в регуляції синтезу АЗП на рівні експресії генів. За аналізом транскрипційної активності гена АЗП, всі гормони викликали 2-3-кратну активацію синтезу лектинових мРНК [6, 43]. Результати дослідження динаміки накопичення лектинів у листках пшениці показували, що їх вміст прямо залежить від площі асиміляційної поверхні листків і абсорбції світла хлорофіл-білковими комплексами. У пшениці з наростанням ярусності у цих комплексах збільшується кількість хлоропластів і вміст лектинів [1, 45]. Авторами виявлено також, що екзогенна обробка насіння АЗП може проявлятися у підвищенні вмісту хлорофілу, РНК і лектинової активності вегетативних органів пшениці [18, 20]. За даними О.В. Кириченко у листках пшениці сорту Коломак 3 зі збільшенням вмісту хлорофілу *a* на 20% зростала і гемаглютилювальна активність в 1,5 рази (фаза трубкування – початок колосіння). Рівень хлорофілу *a* в листках рослин кожної наступної фази вегетації порівняно з попередньою – зростав. Припускалося, що підвищення лектинової активності та кількості хлорофілу в листках пшениці пов'язане, вірогідно, як зі стимуляцією фотосинтетичної активності рослин, так і з збільшенням функціонального навантаження на лектини, оскільки відомо, що вони містяться у складі хлорофіл-білкового комплексу фотосистеми I та впливають на активність ензимів фотосинтетичної асиміляції вуглецю, в тому числі на ключовий ензим темної фази фотосинтезу РБФК [18]. Високий вміст лектину у морфогенному типі калюсної тканини є не причиною морфогенезу, а наслідком переходу тканинних культур на шлях ембріогенезу, оскільки при субкультуванні калюса пшениці в умовах регенерації рослин таке ж різке підвищення рівня лектину в калюсній тканині, хоча регенерація при цьому спостерігалася не завжди [43].

Функції лектинів злакових культур. Функціональна роль лектинів на сьогодні залишається актуальним і суперечливим питанням, а також потребує постійної експериментальної роботи вчених-лектинологів. Характеризуючи фізіологічну роль лектинів ми можемо говорити про декілька напрямків їх дії, це підтверджується величезною кількістю експериментальних досліджень [27, 39, 44].

Перший напрямок – лектини є структурними компонентами клітини і беруть участь у процесах синтезу, акумуляції, транспорту речовин. На рівні клітини вони приймають участь у процесах її ділення, розтягу, диференціювання і підтриманні гомеостазу. Лектини можуть активізувати ряд ферментів, які залучаються у обмінні процеси. Приймають участь у створенні контактів між клітинною стінкою і цитоскелетом [36, 28, 11]. Здатні до мітотичної і трансформаційної дії на клітини, що відіграє роль у підвищенні продуктивності рослин пшениці [6, 7, 11, 19]. Сприяють утворенню і накопиченню запасних

білків, а також задіяні у транспорті, накопиченні і мобілізації вуглеводів (лектини містяться у флоемі і ксилемі). Так, А.А. Ямалєєва, стверджує, що на ранніх етапах розвитку у коренях проростків спостерігається висока лектинова активність. Можливо, ці білки виступають в ролі транспортних і здатні переносити поживні елементи в надземну частину рослини, забезпечуючи в такий спосіб активне формування органів на пізніх фазах росту. Вміст лектинів у плазматичній мембрані і мембранах органоїдів дає підставу припускати, що вони можуть відігравати суттєву роль у рецепторній і транспортній функціях мембран, приймаючи участь у реакції клітини на різні впливи [44]. О.А. Тимофєєва з співавторами у своїх роботах виявила залежність активності лектинів клітинної стінки від структурного стану цитоскелету, у зв'язку з чим було сформоване припущення про участь лектинів у функціональному комплексі клітинна стінка – плазмолема – цитоскелет. Пізніше у клітинній стінці виявили 4 групи лектинів: 1) лектини, які аглютинують еритроцити, неспецифічні до глюкози і вони не є арабіногалактановими білками; 2) лектини, що аглютинують еритроцити, специфічні до глюкози, які теж не є арабіногалактановими білками; 3) лектини які не аглютинують еритроцити, зв'язуються тільки з глюкозою і є арабіногалактановими білками; 4) лектини, які аглютинують еритроцити, неспецифічні до глюкози, є арабіногалактановими білками. Ці дані свідчать про важливу структурну і сигнальну роль лектинів клітинної поверхні. [35]. За даними М.Ф. Безрукової і групи дослідників, екзогенний АЗП здатен активувати ділення клітин апікальної меристеми коренів проростків не тільки пшениці, а також ячменю і рису. Порівняльне оцінювання стимулюючої дії різних фітолектинів на поділ клітин коренів різних видів рослин злакових виявило високу чутливість проростків ячменю і рису, еволюційно близьких пшениці видів, це дає підстави говорити, що стимуляція ділення клітин є характерною властивістю для фітолектинів, однак ця дія проявляється в нативній системі або на близькоспорідних видах рослин [9].

Другий напрямок – беруть участь у сигнальній регуляції ростових процесів (диференціюванні тканин і клітин) в рослинах пшениці, в зв'язку з чим можуть обумовлювати морфо-фізіологічні зміни рослин протягом онтогенезу. Приймають участь у розпізнаванні пилком приймочки маточки під час опилчення [13, 32]; У вегетуючих пагонах можуть гідрофобно взаємодіяти із запасними білками і цим самими сприяти упаковуванню і акумуляції запасних білків у вакуолях мезофілу листків, тобто виконувати транспортну роль при перенесенні фотоасимілятів [18]. Лектини зернівок мають значення в регуляції ділення клітин при проростанні насіння і в органогенезі, коли формується рослина. [14, 44]. Оброблення зернівок екзогенним лектином пшениці підвищує лектинову активність та рівень синтезу РНК у рослині [14, 19]

Третій напрямок – за рахунок участі у процесах міжклітинного розпізнавання лектини на молекулярному рівні утворюють функціонально складні природні системи, що лежать в основі симбіозу та взаємодії рослина–патоген (віруси, бактерії, гриби). Низкою досліджень Л.П. Антонюк з'ясував, що додавання АЗП викликало посилення біосинтетичних процесів у клітинах *Azospirillum brasilense*: втричі збільшувався загальний вміст білка, білковий профіль клітин, посилювався синтез нітрогенази і глутамінсинтази, що позитивно впливало на процеси азотофіксації, екскреції амонію та утворення індоли-

лоцтової кислоти [3, 5]. Для *Azospirillum brasilense* АЗП слугує сигналом, що змінює метаболізм бактерії в напрямку, сприятливого для росту й розвитку рослини-хазяїна. Клітинна відповідь азоспірили на лектин пшениці є плейотропним. При цьому рівень АЗП у рослин залежить від ряду умов і є одним з факторів, що відповідає за варіабельність результатів інокуляції пшениці вільноживучими азотфіксаторами [3, 14, 29].

Біохімічні взаємовідносини патогенна і рослини-хазяїна у процесі інфікування виявляють складні регуляторні зв'язки між двома організмами. Найскладнішим із механізмів захисту для розпізнавання і знищення окремих видів атакуючих патогенних клітин володіють антимікробні сполуки. Лектини виконують захист від хітиновмісних патогенів завдяки специфічності до мономерів і олігомерів хітину [22, 31, 37]. Як стверджує Ф.М. Шакірова, первинною речовиною, що відповідають за процес розпізнавання чужого агенту, його зв'язування, попередження або уповільнення процесу інфікування є лектини. Це початкова ланка елісатор-індукованого запуску сигнальних систем рослинної клітини. Дія лектинів здійснюється поетапно: 1) зв'язують молекули поверхні патогену, блокуючи його доступ всередину клітини, 2) зміцнюють клітинну стінку рослини, 3) сприймають і передають сигнал активування синтезу цих та інших стресових білків. Важливою особливістю АЗП є те, що він екскретується коренями в місцях найбільшої концентрації мікробів, зокрема азоспірил [5, 40]. Лектини сприяють формуванню стійкості рослин до ураження мікроорганізмами аналогічно імунної системи імунокомпетентних організмів. Вони фіксують фітопатогени, а інфекційний процес починає розвиватися у випадку порушення цієї «лінії захисту» [11]. В той же час вивчення лектинової активності проростків озимої пшениці при інфікуванні мікоплазмами показало, що її зміни можуть бути неспецифічною відповіддю рослин на дію патогена [37].

При ураженні бактеріями рослин пшениці акумулювання і закріплення останніх на поверхні кореневих волосків опосередковується не тільки рослинним лектином, як стверджує Д.М. Ситніков. Для закріплення клітин різобій на корені є важливим і розташування на їх поверхні аглютиніну [33, 31]. Вказана також участь лектинів клітинної поверхні азоспірил у їх специфічній адгезії на коренях пшениці [28]. У дослідях *in vitro* лектини пшениці здатні не тільки зв'язувати інфекційні структури *Helminthosporium sativum*, а й змінювати проникність мембран клітин гриба і зумовлювати їх деструкцію [10].

Під час вивчення лектинової активності проростків озимої пшениці при інфікуванні мікоплазмами О.А. Тимофєєва встановила, що її зміна може бути неспецифічною відповіддю рослини на дію патогену. Лектини рослин мають фунгітоксичну активність стосовно певних видів фітопатогенних грибів. Зокрема, АЗП в різному ступені пригнічували ріст грибів *Fusarium* і бактерій *Ergwinia*, але не впливали на ріст *Alternaria* sp. Доведене, що АЗП виявляє токсичну дію на проростання спор *Phytophthora infestans* і *Pseudoperonospora cubensis*, але не має фунгітоксичної активності стосовно *Alternaria* sp. і може стимулювати ріст бактерій *Ergwinia*. При цьому ефект фунгітоксичної дії лектинів визначається їхньою концентрацією [36].

Молодченкова О.О. досліджувала ростові процеси, активність інгібітору трипсину, лектинів, фенілананіамонійліази в рослинах сортів пшениці, які відрізняються за стійкістю до фузаріозу та альтернаріозу, при інфікуванні збудниками цих хвороб. Нею зроблено висновок, що вивчені фізіолого-біохімічні

показники є ефективними компонентами механізмів захисту рослин пшениці від патогенів (*Fusarium graminearum* та *Alternaria* spp.) і можуть бути використані при розробці методів оцінки стійкості пшениці до фузаріозу та альтернаріозу на ранніх етапах селекції. [26]

Четвертий напрямок – участь у процесах формування відповіді на несприятливу дію абіотичних факторів середовища. Функції лектинів не обмежуються участю в міжклітинних взаємодіях і захисту рослин від біотичних стресорів. За рахунок здатності діяти як рецептори лектини запускають каскад пристосувальних реакцій під час холодової адаптації озимої пшениці, виступаючи в якості позитивних або негативних «ефекторів» мембранних процесів [23], забезпечуючи формування морозостійкості злакових культур [12]. При цьому вивчення властивостей і розподіл лектинів у мембранних структурах рослинної клітини може сприяти з'ясуванню їх фізіологічної ролі. Підвищується гемаглютинуюча активність лектинів при: пораненні; при дії низьких температур; осмотичного шоку та посухи [46]; при засоленні середовища; при дефіциті вологи; при раневому стресі; спостерігається кріопротекторний ефект галактозоспецифічних лектинів пшениці [18]. Екзогенна обробка насіння лектином приводить до активації захисних систем й підвищує активність антиоксидантних ферментів – пероксидази і каталази [24]. У літературних джерелах є дані про підвищення накопичення лектинів в умовах гіпертермії [39].

У своїх роботах Е.Н. Комаров вказує, що перебування рослин озимої пшениці протягом семи днів в умовах низької температури (2°C), що забезпечує розвиток її морозостійкості, викликало підвищення активності лектинів і зміну їх вуглеводної специфічності. Можливо, ці білки беруть участь у процесах, що формують стійкість рослин до низьких температур [23]. Причому, зміни в білковому спектрі і вуглеводної специфічності лектинів клітинної стінки рослин відбуваються вже в початковий період дії низької температури. Це дозволяє припустити участь лектинів клітинної стінки в механізмах формування морозостійкості в перші години охолодження [12]. Горяєва та співавтори доводять існування кількох фаз зміни лектинової активності (ЛА) клітинних стінок пшениці за холодової адаптації. Було виявлено декілька фаз зміни активності лектинів клітинної стінки в процесі низькотемпературного загартування проростків озимої пшениці. Другий пік активності характерний для фази адаптації, може бути обумовленим динамічною перебудовою цитоскелету. Що стосується збільшення активності лектинів у перші хвилини дії гіпотермії, то, можливо, це пов'язане з функціонуванням сигнальних систем клітини О.А. Тимофєєва, досліджуючи корені і листки сортів озимої пшениці, які відрізняються морозостійкістю виявила пряму залежність між активністю лектинів клітинної стінки і ступенем стійкості рослин озимої пшениці до стресових факторів, що дозволило використовувати даний показник для експрес-діагностики стійкості сортів [36].

Групою авторів було виявлене значне підвищення активності лектину, за дії високотемпературного стресу, уже на другу добу проростання зернівок пшениці сорту Юна та Лузанівка одеська [30]. Іншими вченими досліджувалася дія водного дефіциту і гіпертермії на активність лектинів клітинних стінок і нітратредуктази у тканинах надземної частини і коренів тридобових проростків ліній кукурудзи, де показана диференційована зміна активності між дослі-

дними та контрольними зразками та між лініями кукурудзи різними за посухостійкістю [2]. Дія високої температури може викликати збільшення вмісту АБК з наступним сильним підвищенням рівня АЗП в клітинах калюса пшениці [39]. Підвищення активності лектинів та їх кількісного вмісту в пшениці у відповідь на засолення відмічається багатьма вченими [15, 30, 34, 42]. За дослідженнями Ф.М. Шакірової дія 2%-го NaCl вже через дві години викликає двократне накопичення аглютиніну зародку пшениці у коренях проростків пшениці і через сім годин спостерігається збільшення цього білка у п'ять разів. Цей факт чітко демонструє значні зміни вмісту лектинів при сольовому стресі, що свідчить про залучення їх у формуванні реакції – відповіді пшениці на цю дію [42]. Так при екзогенній обробці АЗП проростків пшениці спостерігається усування гальмівних процесів мітотичної активності апікальної меристеми коренів проростків і сприяння прискоренню відновлення їх росту після дії стресу [40]. Основою виявленого захисного впливу АЗП на ріст клітин кореня, імовірно, є зміна балансу фітогормонів [17]. О.В. Кириченко, було встановлено, що ультрафіолетове опромінення проростків пшениці приводить до підвищення їх лектинової активності. При цьому екзогенна обробка зернівок АЗП здійснює протекторний ефект у відношенні рослин на ранньому етапі онтогенезу [21]. За дії УФ-опромінення у лектинів виявлений захисний ефект: в оброблених екзогенним АЗП проростках спостерігається зростання активності ендогенного лектину в 1,3-1,5 рази [24].

Відомо, що у відповідь на дію солей важких металів, підвищується рівень транскрипції генів лектинів у коренях гіпертолерантних до солей важких металів видів рослин. Групою вчених Уфимського наукового центру отримані пріоритетні дані про кадмій-індуковане АБК-опосередковане обернене накопичення АЗП у коренях, яке супроводжувалось його екскрецією у середовище інкубації проростків. Екзогенна обробка АЗП здійснює значний протекторний ефект на ростові процеси при дії кадмію, в основі якого лежить зменшення амплітуди стрес-індукованих зрушень в балансі ІОК та АБК і попередження зниження рівня цитокінінів. В клітинах меристеми, які потерпали від дії кадмію спостерігається порушення мітозу: асинхронна анафаза і телофаза, телофаза з подвійними містками. Екзогенна обробка АЗП приводила до зменшення утворення двох ядерних клітин під час дії важких металів та прискоренню нормалізації цитокінезу після зняття стресу і попереджала появу патологічних мітозів. Обробка АЗП здійснює стимулюючий вплив на функціональну активність рибосомних генів, що приводить до збільшення кількості і розмірів ядерця, і відношення площі ядерця до площі ядра, відносно контролю. Виявлено також прискорення відкладання лігніну в клітинних стінках базальної частини екзогенно оброблених АЗП і підданих дії стресу проростках, це запобігає поступанню кадмію в рослину [8, 9].

Висновки. Питання про фізіологічну роль лектинів рослин остаточно не вирішене, однак безперечно, що специфічна лектин-вуглеводна взаємодія є універсальним молекулярним механізмом, що лежить в основі ряду фізіологічних процесів. Окремі функції фітолектинів обумовлені також наявністю в їх структурі сайтів гідрофобного зв'язування. На сьогодні лектини рослин роду *Triticum* L. беруть участь у процесах міжклітинного розпізнавання, захисту від патогенних організмів, у формуванні відповіді на несприятливі фактори на-

вколишнього середовища. Встановлено, що ці білки залучені в транспорт біополімерів, міжклітинну передачу сигналів, а також у процеси диференціації клітин, росту і розвитку рослин. У процесах регуляції фотосинтезу, формування та функціонування симбіотичного апарату фітолектини задіяні в різних фізіологічних механізмах, реалізуючи при цьому свої функції як специфічно, так і неспецифічно.

Все це свідчить про перспективність подальшого вивчення і практичного застосування лектинів для регуляції продукційного процесу пшениці, в лекційних програмах і розробках сучасних методів захисту рослин від хвороб.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Авальбаева А.М Множественная гормональная регуляция содержания лектина в корнях проростков пшеницы / А.М. Авальбаева, М.В. Безрукова, Ф.М. Шакирова // Физиология растений. – 2001. – Т. 48, № 5. – С. 718–722.
 2. Адамовская В.Г. Активность лектинов клеточных стенок и нитратредуктазы у проростков кукурузы при действии водного дефицита и гипертермии / В.Г. Адамовская, О.О. Молодченкова, А.А. Белоусов, В.М. Соколов, О.В. Тихонова, С.П. Попов, Л.Я. Безкровная, И.А. Якименко. – Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42. № 4. – С. 330–338.
 3. Антонюк Л.П. Влияние лектина пшеницы на метаболизм *Azospirillum brasilense*: индукция биосинтеза белков / Л.П. Антонюк, О.Р. Фомина, В.В. Игнатов // Микробиология. – 1997. – Т. 66. – С. 172–178.
 4. Антонюк В.О. Лектины та їх сировинні джерела. – Львів: ПП «Кварт», 2005. – С. 108-124.
 5. Антонюк Л.П. Растительные лектины как факторы коммуникации в симбиозах // Молекулярные основы взаимодействия ассоциативных микроорганизмов с растениями / Под ред. В.В. Игнатова. – М., 2005. – С. 118–159.
 6. Безрукова М.В. Взаимодействие лектина пшеницы и 24-эпибрассинолида в регуляции деления клеток корней пшеницы / М.В. Безрукова, А.М. Авальбаев, А.Р. Кильдибекова // Докл АН. – 2002. – вып. 387, № 2. – С. 276–278.
 7. Безрукова М.В. Участие аглютинина зародыша пшеницы в регуляции деления клеток апикальной меристемы корней проростков / М.В. Безрукова, А.Р. Кильдибекова, А.М. Авальбаев, Ф.М. Шакирова // Цитология. – 2004. – Т. 46, № 1. – С. 35–38.
 8. Безрукова М.В. Участие лектина в формировании устойчивости пшеницы к токсическому действию кадмия / М.В. Безрукова, Р.А. Фатхутдинова, А.Р. Лубянова, А.Р. Мурзабаев, В.В. Федяев, Ф.М. Шакирова // Физиология растений. – 2011. – Т. 58, № 6. – С. 907–914
 9. Безрукова М.В. Участие лектинов пшеницы и фасоли в регуляции деления клеток апикальной меристемы корней разных растений / М.В. Безрукова, А.Р. Лубянова, Р.А. Фатхутдинова // Физиология растений. – Т. 58, № 1. – 2011. – С. 144–151.
 10. Белова В.Н. Экспрессия генов лектина и дефенсина у сортов пшеницы Мироновская 808 Roazon при инфицировании *Pseudocercospora herpotrich-*
-

- oides / В.Н. Белова, С.Б. Зеленый, О.А. Панюта, Н.Ю. Таран, П.В. Погребной // Біополімери і клітина. – 2010. – 26, № 1. – С. 45–50.
11. Варбанец Л.Д. Взаимодействие лектинов из картофеля с гликополимерами *Corynebacterium sepedonicum* и *Pseudomonas solanacearum* / Л.Д. Варбанец // Уч. зап. Тартус. ун-та: Изучение и применение лектинов. – 1989. – Т.2, вып. 870. – С. 73–76.
 12. Гараева Л.Д. Лектины клеточной стенки при закаливании к холоду озимой пшеницы / Л.Д. Гараева, С.А. Поздеева, О.А. Тимофеева, Л.П. Хохлова // Физиология растений.–2006.–Т. 53,№6. – С. 845–850.
 13. Гольнская Е.Л., Макаренко П.Н., Осаулко Л.Д., Бобер Л.В., Юрчишина Т.В., Томчук Н.П. Кукурузные рыльца — ценное сырье для получения биологически активного препарата фитогемагглютинаина / Охрана, изучение и обогащение растительного мира, 1980. – № 7. – С. 100-105.
 14. Игнатов В.В. Углеводузнающие белки лектины / В.В. Игнатов // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – №2. – С. 14–20
 15. Жижина М.Н., Кабузенко С.Н. Влияние биологически активных веществ на митотическую активность клеток корневой меристемы растений кукурузы и ячменя в условиях солевого стресса / М.Н. Жижина, С.Н. Кабузенко // Серия «Биология, химия». – Т. 19 (58), № 4. – 2006. – С. 80–85.
 16. Карпова И.С. Лектины соцветий *sambucus nigra* l.: выделение и исследование биологической активности на прокариотических тестсистемах / И.С. Карпова, Н.В. Корецкая, Л.И. Пальчиковская, В.В. Негруцкая // Укр. біохім. журн. – 2007. – Т. 79, № 5.
 17. Кильдибекова А.Р. Механизмы защитного влияния агглютинаина зародыша пшеницы на рост клеток проростков пшеницы при засолении / А.Р. Кильдибекова, М.В. Безрукова, А.М. Авальбаев и др. // Цитология. – 2004. – Т. 46, № 4. – С. 312–316.
 18. Кириченко О.В. Влияние предпосевной обработки семян яровой пшеницы агглютинином пшеничных зародышей на содержание хлорофилла, лектиновую активность в листьях и азотфиксирующую способность ризосферных микроорганизмов / О.В. Кириченко // Укр. біохім. журн. – 2008. – Т. 80, № 1. – С. 107–113.
 19. Кириченко О.В. Вплив аглютиніну зародків пшениці при передпосівній обробці насіння на рівень цитокінінів і ауксинів у листі рослин / О.В. Кириченко, М.В. Волгогон // Доповіді Національної академії наук України. – 2010. № 6. – С. 144–150.
 20. Кириченко О.В. Вплив екзогенного специфічного лектину на лектинову активність у проростках та листках пшениці / О.В. Кириченко, О.М. Тищенко // Укр. біохім. журнал. – 2005. – Т. 77, № 4. – С. 133–137.
 21. Кириченко О.В. Вплив екзогенного специфічного 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.
 22. Кириченко О.В. Фунгітоксична активність рослинних лектинів / О.В. Кириченко, В.Г. Сергієнко // Физиология и биохимия культурных растений. – 2006. – Т. 38, № 6. – С. 526–534
-

23. Комарова Э.Н. Активность лектиноподобных белков клеточных стенок и внешних мембран органелл и их связь с эндогенными лигандами в проростках озимой пшеницы при холодной адаптации / Э.Н. Комарова, Э.И. Выскребенцева, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 4. – С. 511–516.
 24. Кругова О.Д. Вплив екзогенного лектину на активність антиоксидантних ферментів, ендогенного лектину та вміст флавоноїдів у пшениці / О.Д. Кругова, Н.М. Мандровська, О.В. Кириченко // Укр. біохім. журнал. – 2006. – Т. 78, № 2. – С. 106–112.
 25. Луцик М.Д. Лектины / М.Д. Луцик, Е.Н. Панасюк, А.Д. Луцик. – Львов: Вища школа, 1981. – 154 с.
 26. Молодченкова О.О. Активність інгібітору трипсину, лектинів та феніла-ланінамонійліази пшениці у зв'язку зі стійкістю до фузаріозу та альтернаріозу / О.О. Молодченкова, В.Г. Адамовська, О.В. Бабаянц, Л.Й. Цісельська, Л.Я. Безкровна, Ю.А. Левицький, Н.Ю. Лерфіна // Вісник харківського національного аграрного університету. Серія біологія. – 2010, вип. 1 (19). – С. 75-82
 27. Марков Е.Ю. Лектины растений: предполагаемые функции / Е.Ю. Марков, Э.Е. Хавкин // Физиология растений. – 1983. – Т. 30, № 5. – С. 852–857.
 28. Никитина В.Е. Изучение роли лектинов клеточной поверхности азоспиррилл во взаимодействии с корнями пшеницы / В.Е. Никитина, С.А. Аленкина, Е.Г. Пономарева, Н.Н. Савенкова // Микробиология. – 1996. – Т. 65, № 2. – С. 165–170.
 29. Особенности взаимодействия растений и азотфиксирующих микроорганизмов / [Коць С.Я., Береговенко С.К., Кириченко О.В., Мельникова Н.Н.]. – Киев: Наук. думка, 2007. – 316 с.
 30. Палладина Т.А., Рыбаченко Ж.И. Механизмы адаптогенного действия синтетических препаратов на растения в условиях засоления: тезисы докладов Всерос. симпозиума [«Растения и стресс»] (Москва 9–12 ноября 2010) / Инст. физиол. раст. им. К.А. Тимирязева РАН, М.: Типография Московской Федерации профсоюзов, 2010. – С. 266–267.
 31. Подгорский В.С. Лектины бактерий / В.С. Подгорский, Э.А. Коваленко, И.А. Симоненко. – Киев: Наук. думка, 1992. – 204 с.
 32. Самородов В.Н. Лектины как регуляторы связывания плодов и эмбриогенеза у груши при разных формах опыления / В.Н. Самородов, С.В. Поспелов // Уч. зап. Тартус. ун-та: Изучение и применение лектинов. – 1989. – Т. 2, вып. 870. – С. 132–134.
 33. Сытников Д.М. Участие лектинов в физиологических процессах растений / Д.М. Сытников, С.Я. Коць // Физиология и биохимия культурных растений. – 2009. – Т. 41, № 4. – С. 279–296
 34. Терлецкая Н.В., Хайленко Н.А. Цитологические изменения в клетках первичных корешков различных видов пшеницы, вызванные действием солевого стресса: тезисы докладов Всерос. симпозиума [«Растения и стресс»] (Москва 9–12 ноября 2010) / Инст. физиол. раст. им. К.А. Тимирязева РАН, М.: Типография Московской Федерации профсоюзов, 2010. – С. 355–356.
-

35. Тимофеева О.А. Активность и состав лектинов клеточной стенки пшеницы при действии низких температур и ингибиторов кальциевой сигнальной системы / О.А. Тимофеева, Ю.Ю. Невмержицкая, М.А. Московкина // Физиология растений. – 2010. – Т.57, №2. – С. 209–216.
 36. Тимофеева О.А. Лектины клеточной стенки в адаптивных реакциях озимой пшеницы / О.А. Тимофеева, Ю.Ю. Невмержицкая, И.Г. Мифтахова, А.Л. Михайлов, А.С. Стробыкина // Растения и стресс: всероссийский симпозиум, тезисы докладов, 9-12 нояб. 2010. – Москва, 2010. – 419 с.
 37. Трифонова Т.В. Изменение лектиновой активности проростков озимой пшеницы при инфицировании микоплазмами / Т.В. Трифонова, Н.Н. Максютова, О.А. Тимофеева, В.М. Чернов // Прикл. биохимия и микробиология. – 2004. – Т. 40, № 6. – С. 675–679.
 38. Хайруллин Р.М. Изменение содержания лектина, абсцизовой и индолилуксусной кислотой в растениях пшеницы, инфицированных *Septoria nodorum* Berk / Р.М. Хайруллин, Ф.М. Шакирова, И.В. Максимов, М.В. Безрукова, А.М. Ямалеева // Физиология и биохимия культ. растений. – 1993. – Т. 25. – № 2. – С. 134–144.
 39. Шакирова Ф.М. Влияние теплового стресса на динамику накопления АБК и лектина в клетках каллуса пшеницы / Ф.М. Шакирова, М.В. Безрукова, И.Ф. Шаяхметов // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 5. – С. 700–702.
 40. Шакирова Ф.М. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений / Ф.М. Шакирова, М.В. Безрукова // Журн. общей биологии. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 98–114.
 41. Шакирова Ф.М. Уровни гормональной регуляции синтеза лектина в корнях проростков пшеницы / Ф.М. Шакирова, А.М. Авальбаева, М.В. Безрукова, Ф.Р. Гималов // Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии: материалы III конф., 3-6 окт. 2000. –Уфа,2000.–224 с.
 42. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
 43. Шаяхметов И.Ф. Взаимосвязь накопления лектина и абсцизовой кислоты в каллусной ткани пшеницы / И.Ф. Шаяхметов, М.В. Безрукова, Р.Р. Ахметов // Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии: материалы III конф., 3-6 окт. 2000.–Уфа,2000.– 224 с.
 44. Ямалеева А.А. Лектины растений и их биологическая роль. – Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 2001. – 204 с.
 45. Ямалеева А.А. Лектины растений и их биологическая роль: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Санкт-Петербург, 2002. – 50 с.
 46. Cammue В.Р.А., 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. – Т. 91. – P. 1432–1435.
 47. Lis H., Sharon N. Lectins in higher plants // Biochem. Plants. – 1981. – № 6. – P. 377–447.
-