

УДК 581.1

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЛЕКТИНОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

© 2024 г. Н. В. Петрова^{а,*}, А. Р. Агьямова^а, Н. Е. Мокшина^а, Т. А. Горшкова^а^аКазанский институт биохимии и биофизики Федерального исследовательского центра

“Казанский научный центр Российской академии наук”, Казань, Россия

*e-mail: npetrova@inbox.ru

Поступила в редакцию 03.09.2023 г.

После доработки 04.10.2023 г.

Принята к публикации 05.10.2023 г.

Лектины представляют собой группу белков, широко распространенных во всех царствах живой природы, но безусловными “чемпионами” по многочисленности и разнообразию лектинов являются растения. Фундаментальное свойство обратимо связываться со специфическими углеводами делает лектины важными участниками системы “гликокода”, которая в растительном организме с его невероятным углеводным разнообразием имеет особое функциональное значение. Структурное разнообразие лектинов служит основой их многочисленных функций, включающих передачу сигналов, связанных с ростом и развитием, а также с реакциями растений на биотические и абиотические раздражители. В обзоре представлена ретроспектива развития лектинологии растений и современные представления о классификации растительных лектинов, их локализации, известных и потенциальных функциях.

Ключевые слова: белок-углеводные взаимодействия, растительные лектины, рецепторные киназы, субклеточная локализация

DOI: 10.31857/S0015330324020011, **EDN:** OCCUCL

ВВЕДЕНИЕ

Растительные лектины являются весьма обширной группой белков, распознающих углеводы, что привлекает к ним особый интерес гликобиологов растений. История изучения лектинов как отдельного класса белковых молекул с особыми свойствами началась с описания растительного белка рицина в 1888 г. Это крайне токсичное вещество, выделенное из семян клещевины (*Ricinus communis*), используется растением в качестве защитного агента против травоядных организмов. В 1995 г. в статье Reumans и Van Damme было предложено определение растительных лектинов, которое описывает их как “все растительные белки, обладающие по крайней мере одним некаталитическим доменом, который обратимо связывается с конкретным моно- или олигосахаридом” [1]. В постгеномную эру, после того как стали доступны полные последовательности геномов многих растений и проведен биоинформатический анализ после-

довательностей белков с лектиновыми доменами, было выявлено, что большинство лектинов растений представляют собой белки, в которых лектиновый домен связан с одним или несколькими белковыми доменами с другой функцией. Разные лектиновые домены могут быть скомбинированы, например, с доменом протеинкиназы, доменом F-box, доменом гликозидгидролазы (GH) [2, 3]. Эти данные внесли уточнения в определение растительных лектинов, согласно которому все белки, которые содержат один или несколько лектиновых доменов или имеют доменную архитектуру, включающую один или несколько лектиновых доменов в сочетании с другими белковыми доменами, могут рассматриваться как лектины [4]. Лектиновый домен может специфично и обратимо связывать углеводы, но должен быть лишен ферментативной активности. Определение лектиновых доменов существенно перекликается с определением углевод-связывающих модулей (СВМ — от carbohydrate binding module). Наиболее известным примером белков с СВМ служат целлюлазы, ксиланазы, хитиназы [5]. Исторически белки с СВМ рассматриваются отдельно от лектинов, поскольку СВМ обнаруживаются в основном в составе полисахарид-деградирующих ферментов и их функцию связывают с повышением

Сокращения: LecP — растворимые лектиновые белки (от англ. lectin protein), LecRLP — лектиновый рецептор-подобный белок (от англ. lectin receptor-like protein), LecRLK — лектиновая рецептор-подобная киназа (от англ. lectin receptor-like kinase), CrRLK1L — белки, подобные рецептор-подобной киназе *Cathartus roseus* 1.

эффективности ферментативной реакции при взаимодействии белка с субстратом [6]. Именно поэтому СВМ-белки включены в базу данных CAZY (Carbohydrate-Active enZYmes), тогда как лектины в ней отсутствуют. Хотя на сегодняшний день известны белки с СВМ без ферментативной активности, и наоборот — белки, включающие, наряду с лектиновыми, домены с каталитической функцией, эти два класса белков пока рассматриваются отдельно.

Данный обзор обобщает современные представления о растительных белках с лектиновыми доменами, их разнообразии и функциях. Лексика в области лектинологии растений не устоялась и продолжает пополняться и развиваться, поэтому названия лектинов в обзоре приведены как на кириллице, так и на латинице, сокращенные названия — только на латинице.

1. МНОГООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ЛЕКТИНОВ

Лектины в мире растений представлены широко и разнообразно. Это касается как распространения внутри растительного царства (лектины обнаружены у всех видов растений), так и распределения внутри отдельно взятого растения (как на организменном, так и на клеточном уровне). Лектины выявлены во всех органах растений — в корнях, побегах, листьях, цветках, плодах и семенах [7, 8]. В большом количестве лектины присутствуют в запасующих тканях (семенах, луковицах, корневищах) некоторых видов растений, иногда обнаруживаются в заметных количествах в проводящих тканях (ксилеме и флоэме). На клеточном уровне лектины обнаружены в клеточной стенке (в том числе заякоренными на плазматической мембране), в ЭПР, в аппарате Гольджи, в хлоропластах, в ядре, в цитоплазме, и, конечно, в вакуоли. Доля вакуолярных лектинов в клетках запасующих тканей довольно значительна относительно других групп вакуолярных белков [9, 10]. В отличие от вакуолярных, ядерные, цитоплазматические и клеточностеночные лектины обычно присутствуют в небольших количествах. Большое разнообразие этих групп лектинов было выявлено при анализе расшифрованных геномов растений.

Помимо разнообразия в распределении по организму, нужно отметить и структурное разнообразие лектинов, которое обусловлено их фундаментальным свойством — распознавать углеводы. Структурное многообразие углеводов растений накладывает отпечаток на особенности доменной организации растительных лектинов, которая существенно отличается от доменной структуры лектинов животных. Показано, что не все лектины, обнаруженные при секвенировании геномов растений, проявляют

способность к агглютинации эритроцитов, которая долгие годы рассматривалась как диагностическая, а термин “агглютинин” служил синонимом к слову “лектин” [8]. В настоящее время для отнесения белка к лектинам и их классификации используются другие принципы.

1.1. Классификация лектинов на основе аминокислотной последовательности

Все лектины ранее классифицировали на пять групп в зависимости от моносахарида, к которому они проявляют наибольшее сродство: манноза, галактоза/N-ацетилгалактозамин, N-ацетилглюкозамин, фукоза и N-ацетилнейраминовая кислота [11, 12]. Уже из названий обозначенных лигандов очевидно, что лектины к тому времени исследовались, в основном, в связи с гликозилированными белками клеток животных или фрагментами бактериальных полимеров, а не с полисахаридами клеточных стенок растений.

После анализа геномных данных классификация лектинов, исходно построенная на углеводной специфичности, была пересмотрена. Основой для современной классификации служит сходство с аминокислотной последовательностью лектина, для которого экспериментально продемонстрирована способность связываться с углеводами. При этом в большинстве случаев используют вычисленную аминокислотную последовательность, определенную с помощью биоинформатических подходов по нуклеотидной последовательности соответствующего участка генома. На основе такого подхода в лектинологии растений в настоящее время выделяют 16 семейств белков с лектиновыми доменами, которые часто получают название как производные от латинского названия вида, где их представители были впервые охарактеризованы: Legume (впервые описаны у Leguminosae), GNA (агглютинин *Galanthus nivalis*), Nictaba (агглютинин *Nicotiana tabacum*), жакалины (лектин джекфрута (jackfruit)), амарантины, кальретикулины (кальций-зависимые лектины эндоплазматического ретикулума), галактозо-связывающие лектины, галектин-подобные лектины, лектины с LysM доменами (мотив лизина), гевеины (белок латекса *Hevea brasiliensis*), CRA (chitinase-related agglutinin — агглютинин, родственный хитиназам класса V), лектины С-типа (CLEC, кальций-зависимые лектины), EUL (агглютинин *Euonymus europaeus*), рицин В, АВА (агглютинин *Agaricus bisporus*), циановирины [13, 14]. В общую классификацию не входят, но ряд исследователей к лектинам причисляет группу белков с малектиновыми (лектины, связывающие мальтозу) и малектин-подобными доменами (PF11721, PF12819) [4, 15]. Малектин-подобный домен фактически включает два малектиновых

домена в тандеме [16]. Малектиновый домен с идентификатором PF11721 включен в базу углеводов-активных ферментов CAZy с идентификатором CBM57, поскольку у бактерий этот домен связан с различным гликозидазным доменом (GH2, GH16) [16], при этом большинство лектиновых доменов в базе CAZy отсутствуют, так как по определению они не обладают ферментативной активностью. Однако в растениях малектиновый и малектин-подобный домены (PF12819) в белках присутствуют в комбинации с неактивными в отношении углеводов доменами: с киназным доменом или с LRR-доменами (лейцин-богатые повторы) [15]. Некоторая историческая запутанность в отнесении или неотнесении белков к лектинам, особенно между исследователями, занимающимися разными группами организмов, очевидна также для галактозо-связывающих и галектин-подобных лектинов. В клетках животных галектины в основном представлены как “чистые” лектины и служат важным компонентом внеклеточного матрикса, а у растений аналогичный домен входит в состав более сложных белков,

где другие домены обладают ферментативной активностью. При дальнейшем изложении мы, в соответствии с современным определением [4], рассматриваем 18 семейств растительных белков с лектиновыми доменами, включая малектин и малектин-подобные белки (табл. 1).

1.2. Представленность лектинов в растительных геномах и некоторые аспекты эволюции растительных лектинов

Опираясь на данные расшифрованных геномов растений, было выяснено, что распределение лектиновых мотивов внутри растительного царства вариабельно. В геномах цветковых растений в результате биоинформатического скрининга выявляется, как правило, около трех-четырех сотен генов, кодирующих лектины [2, 17–19]. Доля генов лектинов среди всех белок-кодирующих генов обычно составляет около 1%. Наиболее представленными семействами при этом являются семейства GNA, Legume и малектин-подобных белков (рис. 1). Такая закономерность характерна для всех групп семенных

Таблица 1. Доля белков с киназными доменами среди лектинов 16 различных семейств у льна и кукурузы (лектины ABA и циановирины у приведенных видов растений отсутствуют) [18, 19]

Семейство	Идентификатор в базах данных	<i>Zea mays</i> кол-во киназ/общее кол-во генов	<i>Linum usitatissimum</i> кол-во киназ/общее кол-во генов
GNA	PF01453	68/81 (83%)	96/109 (88%)
Legume	PF00139	46/51 (90%)	65/72 (90%)
Малектин-подобные	PF12819	22/32 (69%)	36/46 (78%)
LysM	PF01476	10/29 (34%)	16/36 (44%)
Жакалины	PF01419	3/20 (15%)	0/4
Nictaba	PF14299	0/18	0/38
Галектин-подобные	PF00337	0/17	0/11
Галактозо-связывающие	PF02140	0/13	0/24
Кальретикулины	PF00262	0/11	0/8
Гевеины	PF00187	0/10	0/17
Малектины	PF11721	6/9 (67%)	10/14 (71%)
Амарантины	PF07468	0/4	0/19
Рицин В	PF00652	0/3	0/1
EUL	PF14200/PTHR31257	0/2	0/1
С-тип	PF00059	1/1 (100%)	2/2 (100%)
CRA	—	0/0	0/4
Итого:		156/301 (52%)	225/406 (55%)

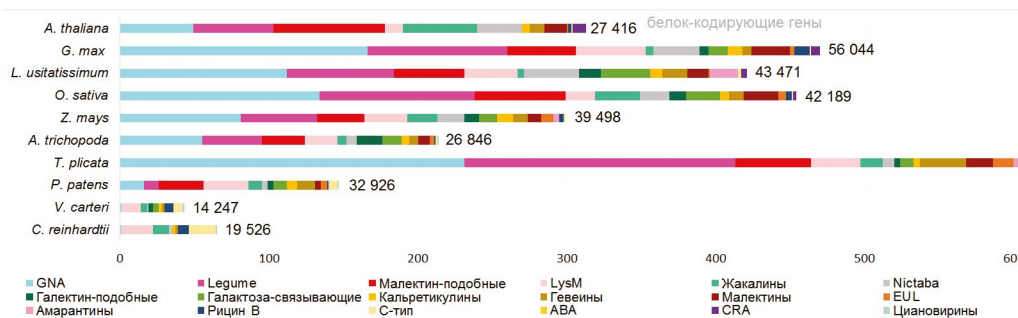


Рис. 1. Распределение семейств лектинов в геноме растений: резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana*) [14, 17, 20], сои (*Glycine max*) [2, 14, 21], льна (*Linum usitatissimum*) [18], риса (*Oryza sativa*) [2, 14, 22], кукурузы (*Zea mays*) [19], амбореллы (*Amborella trichopoda*), туи (*Thuja plicata**), фискомитреллы (*Physcomitrium patens*) [23], вольвокса (*Volvox carteri**), хламидомонады (*Chlamydomonas reinhardtii**). Различные семейства лектинов обозначены разными цветами, сбоку справа представлено общее количество белок-кодирующих генов в геноме соответствующего растения (согласно Phytozome). * — поиск по PFAM в базе данных Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>, доступ 25.07.2023).

растений. В эволюционно более ранних таксонах как общее количество генов, кодирующих лектины, так и их распределение по семействам существенно отличается [23].

Некоторые семейства лектинов у растений распространены особенно неравномерно, в частности такие группы как амарантины, жакалины и EUL. Так, гены семейства амарантинов не обнаруживаются в геноме некоторых растений (например, у резуховидки, риса и сои), а у других видов количество генов в семействе может варьировать от однозначных до двузначных чисел (например, 4 гена у кукурузы и 19 у льна). Гены лектинов семейства EUL обнаруживаются в единичных количествах в геномах двудольных растений, однако у однодольных и более низкоорганизованных растений (в частности, у мхов) это количество может достигать десяти и более [24]. Похожая ситуация характерна для семейства жакалинов, количество генов в котором может сильно варьировать у разных видов растений. Например, 50 генов белков с жакалин-подобными доменами идентифицировано у резуховидки, 30 у риса, 20 у кукурузы и всего 4 гена у льна; при этом на филогенетическом древе лектины семейства жакалинов различных видов растений разделяются между собой [18, 19].

Эволюционная история разных семейств лектинов растений развивалась по-разному. Для лектиновых доменов Legume, GNA, LysM, рицина B, жакалинов и малектинов предполагается наличие у последнего общего предка бактерий и архей, тогда как лектины ABA и циановирины ведут свое происхождение из царства грибов, где они имеют наибольшее распространение. Обнаружение тех же циановиринов у некоторых бактерий и эукариот, кроме грибов, связывает с горизонтальным переносом генов [3].

Лектиновые домены гебекинов и Nictaba развились у эукариотических организмов, при этом домен гебекинов обнаруживается во всех группах

эукариот и, по-видимому, присутствовал в геноме их последнего общего предка. В свою очередь, домен Nictaba обнаружен у грибов, но наиболее широкое распространение получил у растений, а гомологичные гены в геномах других организмов, вероятнее всего, были потеряны в ходе эволюции [3].

Три семейства лектинов уникальны для растений: семейство EUL (предположительно, возникло впервые у мохообразных), семейство амарантинов (развилось у плаунов), и малектин-подобные белки (обнаруживаются у всех растений) [2].

1.3. Особенности доменной организации

При анализе геномов растений выявляются особенности доменной организации растительных лектинов, которые определяют особенности функционирования этих белков в растительных клетках и тканях. Представители одного и того же белкового семейства могут иметь резко отличающуюся доменную организацию (рис. 2а). Среди лектиновых белков редко встречается архитектура, обозначаемая как меролектин, которая включает только единственный лектиновый домен. Чаще два или более гомологичных, или идентичных лектиновых домена расположены тандемно. Такие лектины обозначают как хололектины. Среди хололектинов выделяют особый класс суперлектинов, которые имеют два или более углевод-связывающих домена, специфичных в отношении структурно различных углеводов [26, 27]. Для обозначения архитектуры белка в том случае, когда домен лектина связан с неродственным доменом (например, киназным или гликозидгидролазным), введено понятие химеролектин. Именно химеролектины обнаружены в большом количестве при секвенировании растительных геномов.

В зависимости от наличия трансмембранного домена, который часто встречается у лектинов

растений, и его сочетания с другими доменами, в частности киназным как наиболее представленным, различают три типа архитектуры лектинов, которые встречаются у представителей разных семейств (рис. 2б). Первый тип — не связанный с мембраной белок, с сигнальным пептидом или без него и лектиновым доменом (доменами), который может быть дополнен другими нелектиновыми доменами; такие растворимые лектиновые белки обозначаются LecP. Химеролектин, по структуре аналогичный первому типу, но заякоренный в мембране с помощью трансмембранного домена, составляет второй тип и называется лектиновый рецептор-подобный белок (LecRLP). Наконец, третий тип архитектуры — лектиновая рецептор-подобная киназа (LecRLK), включающая в качестве обязательных компонентов не только сигнальный пептид с N-конца, далее лектиновый и трансмембранный домены, но и цитоплазматический киназный домен, который всегда расположен с C-конца белка. Среди известных последовательностей растительных лектинов более половины приходится на архитектуру рецептор-подобной киназы (табл. 1); преобладание такой доменной организации специфично для растительного царства [15].

Киназные домены описаны в последовательностях лектиновых белков из семи различных семейств (рис. 2в), в том числе у 70–90% представителей наиболее обширных семейств —

GNA, Legume и малектин-подобных белков (табл. 1). В одном и том же семействе лектиновых белков структура LecRLK может варьировать за счет различного количества tandemно расположенных лектиновых доменов, или наличия/отсутствия дополнительных характерных элементов, таких как LRR, PAN/Apple и т. д. (рис. 2в). Таким образом, для лектиновых белков растений характерно модульное строение с различными комбинациями отдельных доменов и различной их локализацией в общей структуре молекулы.

При анализе геномов выявлено, что комбинации доменов имеют свою специфику распределения. Например, белковые структуры, включающие домены GH и гевеина или рицина, повсеместно распространены у зеленых растений (Viridiplantae), в то время как комбинация домена GH и домена GNA или LysM ограничена мохообразными (Bryophyta). Для комбинации доменов GH и гевеина специфика присутствует и в порядке расположения доменов, и типе гликозидгидролазного домена (рис. 3в). Последовательности гевеин-GH специфичны для высших растений (Embryophyta), а последовательность GH-гевеин встречается только у зеленых водорослей (Chlorophyta). При этом только у мохообразных встречается GH домен 18 семейства, в то время как у остальных высших растений с доменом гевеина скомбинирован GH домен 19 семейства [3]. Оба этих семей-

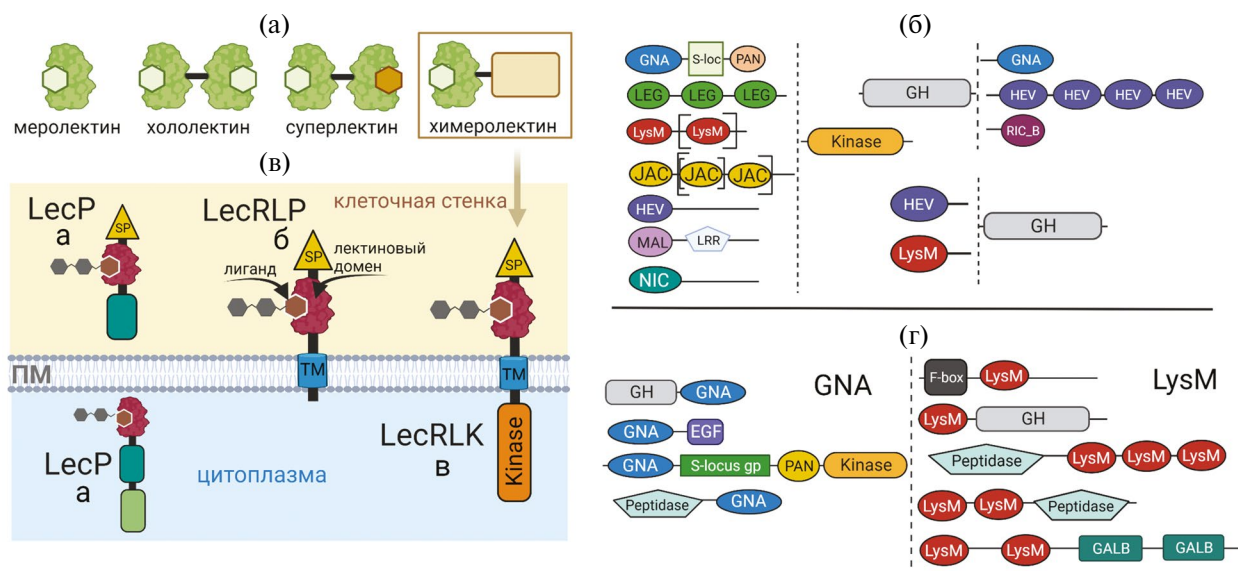


Рис. 2. Доменная организации и общая архитектура лектинов. (а) — Типы лектинов: меро-, холо-, супер-, и химеролектины. (б) — Варианты архитектуры химеролектинов и их обозначения: а — растворимые белки без трансмембранного домена LecP, б — заякоренные в мембране без киназного домена LecRLP, в — трансмембранные белки с киназным доменом LecRLK (по [15] с модификациями). (в) — Варианты доменной организации лектиновых белков с различным сочетанием лектиновых и киназных доменов, а также лектиновых и гликозидгидролазных (GH). Киназный домен всегда расположен с C-конца белка. (г) — Примеры сочетаний разных доменов для лектиновых белков из семейств GNA и LysM [3, 25]. ТМ — трансмембранный домен, SP — сигнальный пептид, ПМ — плазмалемма. Рисунок создан с помощью biorender (<https://www.biorender.com/>).

ства гликозидгидролаз включают ферменты с хитиназной активностью, а 18 семейство еще и эндо- β -ацетилглюкозаминидазы, осуществляющие гидролиз N,N'-диацетилхитобиозильного звена в высокоаннозных гликопептидах и гликопротеинах [3].

2. ЛИГАНДЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ ЛЕКТИНОВ

2.1. Виды лигандов растительных лектинов

Ключом к пониманию биологической роли лектинов в растительном организме являются лиганды, которые распознаются углевод-связывающими доменами белковой молекулы. Лектины взаимодействуют с углеводами самой разнообразной структуры — от простых моно- и олигосахаридов до сложных разветвленных полисахаридов. Углеводные модификации гликозилированных белков, липополисахаридов и гликолипидов также являются лигандами углевод-связывающих доменов лектинов [4].

Углеводы являются наиболее распространенным типом биомолекул в природе. Они используются в качестве строительных блоков компонентов клеточных стенок, в качестве биохимического топлива в энергетическом обмене, удовлетворяя как краткосрочные, так и долгосрочные энергетические потребности в виде свободных и запасенных метаболитов. В виде структурных компонентов входят в состав сложных полимеров: нуклеиновых кислот (например, рибоза и дезоксирибоза), липополисахаридов, гликозаминогликанов и полисахаридов. Процессы гликозилирования белков и липидов оказывают влияние на их структуру, укладку, локализацию и функцию [28]. Структурная информация, кодируемая углеводами, часто воспринимается клеткой через взаимодействие лектин-углевод.

Лектины растений могут также взаимодействовать с гидрофобными лигандами (например, порфиринами, фитогормонами). Возможности таких взаимодействий показаны *in vitro* и рассчитаны в компьютерных моделях, прямых свидетельств взаимодействия с фитогормонами *in vivo* не зарегистрировано [4, 29]. Среди лигандов лектинов описан экстраклеточный АТФ. В семействе Legume у *A. thaliana* два представителя охарактеризованы как первые пуриnergические рецепторы растений [30, 31]. Это рецепторные киназы LecRK-I.9 (известная также как DORN1 (DOES NOT RESPOND TO NUCLEOTIDES1)) и LecRK-I.5, для которых вводится новое обозначение, по аналогии с номенклатурой пуринорецепторов животных — P2K1 и P2K2. Еще один представитель этого семейства — киназа LecRK-I.8, расположенная на филогенетическом древе в одной кладе с вышеупомянутыми киназами, является сенсором экстраклеточного НАД⁺ [30, 32, 33].

2.2. Принципы распознавания лигандов

К настоящему времени накоплены данные о молекулярной организации и структуре для ряда лектиновых доменов растений, охарактеризованы консервативные аминокислотные остатки в сайтах связывания углеводов, имеются данные рентгеноструктурного анализа, в некоторых случаях получены данные для лектинов, сокристаллизованных с их лигандами [34–36]. Связывающие сайты лектинов содержат полярные остатки, которые образуют водородные связи с многочисленными гидроксильными группами углеводов, возникающие при этом обширные сети из водородных связей, играют ключевую роль в специфике лиганда. Во взаимодействии с лигандом участвуют также ароматические боковые цепи остатков триптофана и тирозина, ионы кальция или магния [6, 15].

Эти механизмы используются в лектинах различных семейств для связывания моносахаридного остова в первичном сайте связывания, но высокая селективность и разнообразие достигаются за счет дополнительных и вторичных сайтов связывания, которые усиливают контакты с олигосахаридами или гликоконъюгатами. Дополнительные сайты связывания часто уникальны для отдельных членов семейств [37].

Сильное сродство (в микромолярном-наномолярном диапазоне) лектиновых доменов с лигандом часто реализуется через мультивалентные взаимодействия. Кластеризованные углевод-связывающие сайты могут возникать благодаря наличию двух или более лектиновых доменов в одном белке, либо в ходе олигомеризации одновалентных белков [6]. Для лектинов многократно описаны варианты ди- и тетрамеризации, что повышает специфичность связывания и ее варибельность [37, 38].

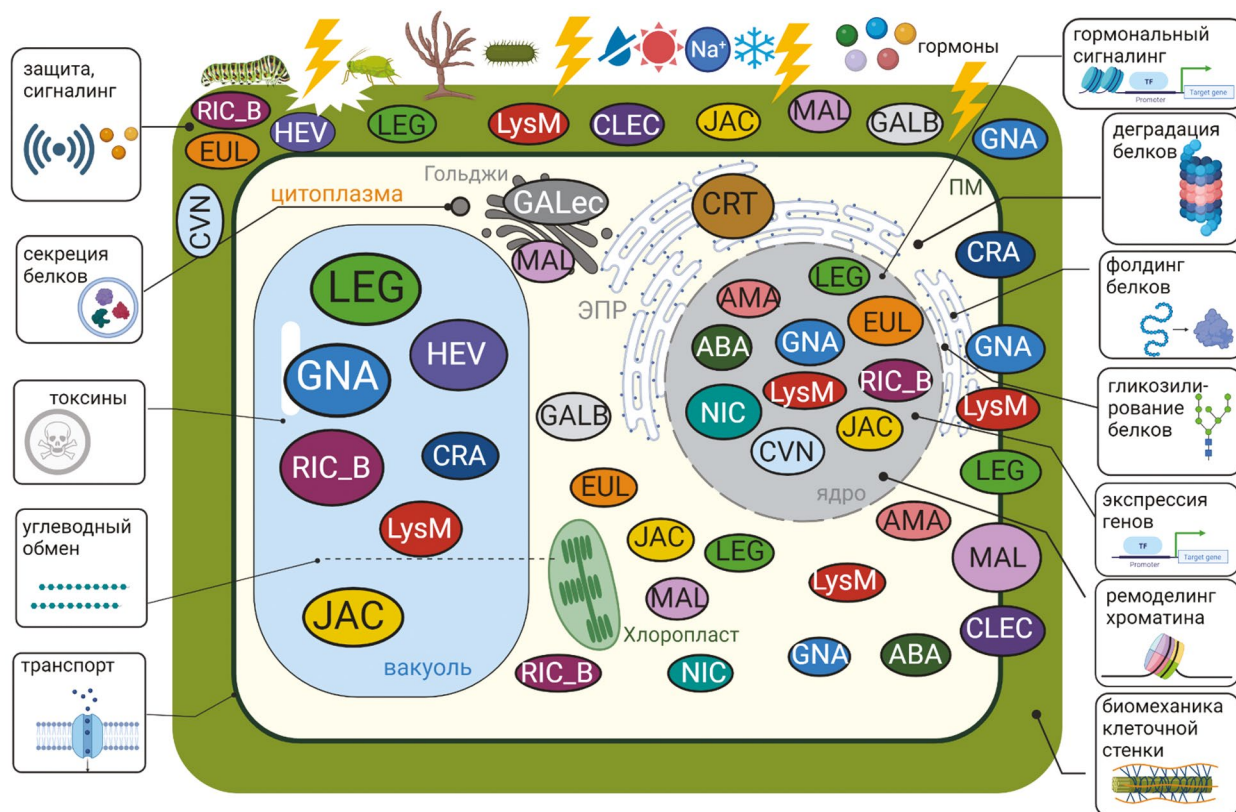
3. РЕАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ ЛЕКТИНОВ В РАЗЛИЧНЫХ КЛЕТОЧНЫХ КОМПАРТМЕНТАХ

Пятнадцать-двадцать лет назад исследования роли лектинов в растительном организме, которые широко были представлены и в нашей стране, были сосредоточены на единичных, в основном водорастворимых, лектинах. В качестве основных инструментов использовалась реакция агглютинации и (в редких случаях) иммунохимические подходы, а содержание отдельных лектинов сопрягалось с воздействием определенных факторов различной природы [39–41]. Основные идеи о функциях лектинов в растениях, разработанные в то время, можно суммировать следующим образом: 1) лектины нужны для узнавания патогенов и борьбы с ними; 2) некоторые лектины относятся к запасным белкам, поскольку накапливаются в значительных коли-

Омиксные технологии выявили сотни белков с лектиновыми доменами, относящиеся к десяткам семейств [2, 15]. Богатую пищу для размышлений о функциях лектинов дают полногеномные исследования транскриптомов для физиологически отличающихся образцов растительных тканей [18, 19]. На основании множества типов строения лектинов и различного характера их дифференциальной экспрессии можно сразу предполагать многочисленность функций, что дополнительно подкрепляется разнообразием и спецификой локализации белков с лектиновыми доменами в растении (рис. 3). Так, например, было сделано предположение, что паттерны экспрессии генов белков с лектиновыми доменами в тканях стебля льна связаны с отложением различных типов клеточных стенок [18]. Мы будем рассматривать накопленные данные о механизмах функционирования углеводов-связывающих белков в привязке к различным компартментам растительной клетки.

Внутри клетки лектины представлены в различных органах и в многочисленных компарт-

В вакуоли в специальных белковых образованиях (лютоидах) локализован белок гевейн, давший название соответствующему лектиновому домену, который связывает хитин мембран различных патогенов [46]. Защитная функция вакуолярных лектинов, принадлежащих семейству гевейнов, реализуется через ингибирование



ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ том 71 № 2 2024

роста патогенных грибов при прорастании семян [47]. Другие известные белки семейства геветинов — агглютинин зародышей пшеницы (WGA) и агглютинин крапивы *Urtica dioica* (UDA). Геветины, помимо углевод-связывающего домена, часто имеют С-концевой каталитический домен хитиназы. Антифунгицидные свойства хитиназ обеспечиваются непосредственно каталитическим доменом, однако присутствие лектинового домена приводит к усилению этого эффекта, предположительно, за счет увеличения аффинности белка к субстрату [48]. Согласно наблюдениям, добавление геветина и UDA к грибковой среде приводит к образованию толстых гиф, а не к их лизису, как при воздействии хитиназ без лектинового домена. Брокарт с соавт. предположили, что эти небольшие хитин-связывающие белки образуют поперечные связи с хитином, предотвращая рост клеток на кончиках растущих гиф [49]. Это связывание может замедлить рост гиф, действуя как первая линия интегрированной системы защиты растений.

Описано также участие вакуолярных лектинов (представителей семейств Legume и GNA) в процессах регуляции концентрации свободных сахаров, образующихся в ходе фотосинтетического цикла восстановления углерода и транспортируемых из хлоропластов в вакуоли клетки, где происходит обратимое связывание углеводов с лектинами и придание им осмотической инертности [9, 50]. В то же время обратимые взаимодействия лектин-углевод позволяют поддерживать достаточно стабильный уровень углеводов для немедленных энергетических потребностей [9].

В вакуоли обнаруживаются галактозосвязывающие представители семейства жакалинов [51]. По данным биоинформатического анализа последовательностей лектинов предсказана локализация в вакуоли и некоторых представителей семейств LysM и CRA [3].

3.2. Разнообразие и функции лектинов, локализованных в ядре и цитоплазме

В гораздо меньших количествах, в сравнении с вакуолярными, в клетке содержатся лектины, преимущественно локализованные в ядре и цитоплазме. Есть ряд лектиновых семейств, представители которых имеют только ядерно-цитоплазматическую локализацию — ABA, EUL, Nictaba, амарантины, циановирины (рис. 3). При этом, в этих компартментах могут присутствовать и представители некоторых других семейств лектиновых белков, имеющих более широкий набор мест локализации, например, GNA, Legume, жакарины (рис. 3).

Вероятные механизмы реализации функций лектинов в ядерно-цитоплазматическом компартменте связаны с их участием в процессах

транспорта РНК и белков в ядро и функционированием нуклеопор, а также модификацией гистонов нуклеосом. Связь с функционированием нуклеопор предполагается по аналогии с клетками животных и для растений пока не подтверждена. В частности, показано, что импорт белков в ядро клеток животных ингибируется агглютинином зародышей пшеницы (WGA), способным связываться с гликопротеинами ядерных пор, взаимодействуя с *O*-GlcNAc остатками [52]. Второе предположение основано на том, что единичные остатки *N*-ацетилглюкозамина (GlcNAc), соединенные *O*-гликозидной связью с остатками серина или треонина — распространенная гликомодификация ядерно-цитоплазматических белков. Она характерна, в частности, для ряда коровых гистонов, причем уровень их *O*-гликозилирования зависит от фазы клеточного цикла [53]. Показано, что гистоны H2A, H2B и H4 являются мишенями ряда лектинов группы Nictaba, и это взаимодействие зависит от наличия *O*-GlcNAc [54]. Исследование трех нехимерных гомологов Nictaba *A. thaliana* (обозначенных как AN3, AN4 и AN5) показало, что AN4 и AN5 локализуются в ядре и цитоплазме, тогда как AN3 — только в цитоплазме [55]. Связывание Nictaba с *O*-GlcNAc-модифицированными гистонами в ядре было подтверждено *in vivo* [53]. Эти данные позволяют предположить, что Nictaba действует как модулятор экспрессии генов, используя ремоделирование хроматина.

Для особой группы белков внутри семейства Nictaba, а именно для флоэмных белков PP2, было предположено взаимодействие с различными молекулами РНК, в частности с высокоструктурированными вирионными РНК [56]. Белки PP2 (phloem protein) известны еще с 70-х годов прошлого века, обнаружены при протеомных анализах флоэмного сока представителей семейства Cucurbitaceae и позднее были охарактеризованы на уровне cDNA [57]. Эти хитин-связывающие белки являются структурными белками проводящих элементов высших растений. После идентификации в листьях табака индуцируемого стрессом лектина, названного Nictaba, стало понятно, что в домене PP2 помимо углевод-связывающего Nictaba-домена присутствует дополнительная N-концевая последовательность (приблизительно из 65 аминокислотных остатков) и короткая С-концевая последовательность, содержащая два цистеиновых остатка, важных для образования межмолекулярной дисульфидной связи между лектинами PP2 и флоэмными белками нелектиновой природы PP1. Дисульфидная связь формируется при повреждении флоэмы и контакте структурных белков с воздухом и, как следствие, образуется структура наподобие жесткого геля, что, по-видимому, предотвращает инфицирование поврежденной ткани микроорганизмами [58].

Некоторые белки с доменом Nictaba могут взаимодействовать и с высокоманнозными и сложными *N*-гликанами. С использованием генетической конструкции, в которой ген, кодирующий такой белок, был сшит с последовательностью, кодирующей зеленый флуоресцентный белок (GFP), показано, что расположение меченого белка Nictaba в ядре растительной клетки со временем меняется [59]. Через двадцать четыре часа после трансформации клеток ВУ-2 меченый Nictaba гомогенно экспрессировался в ядрах растительных клеток. В дальнейшем лектин накапливался на ядерной оболочке.

С фазой клеточного цикла связана реализация функций другой группы лектиновых белков с ядерной локализацией — специфичных для растений кинезинов, имеющих малектиновый домен [60]. Их экспрессия повышена в тканях с высокой долей интенсивно делящихся клеток и, вероятно, они, как и другие моторные белки, вовлечены в процессы клеточного деления. Внутриклеточная локализация кинезинов с малектиновым доменом меняется в зависимости от клеточного цикла: в метафазе их локализация связана с тубулином веретена деления, а на более поздних стадиях они обнаруживаются в средней зоне фрагмопласта, в интерфазе же белки локализованы в ядре, либо удаляются из клеток, как это было показано для клеток семенной оболочки [60].

Предполагается также участие лектинов в таком сложном регуляторном механизме как убиквитинирование, поскольку некоторые лектиновые домены (в частности, Nictaba, LysM и жакалин) в растительных геномах представлены в комбинации с белковыми доменами F-box — характерным мотивом для взаимодействия с белком Skp1, который входит в комплекс, обеспечивающий присоединение убиквитина для дальнейшего направления в протеасомы [2, 61]. Убиквитинирование белков у растений, помимо селективной деградации белков, регулирует также целый ряд клеточных процессов, включая модуляцию белок-белковых взаимодействий, морфогенез, восприятие гормонов и сигналинг, клеточный цикл, ответы на абиотический стресс и взаимодействие растений с патогенами [62]. Белок с F-box доменом определяет субстратную специфичность комплекса, осуществляющего убиквитинирование. Как правило, консервативный F-box домен расположен с N-конца белковой молекулы, а C-концевой домен является варибельным и отвечает за связывание с белком-мишенью. Для F-box белка семейства Nictaba у *A. thaliana* (At2g02360) экспериментально продемонстрирована возможность распознавания и *N*-, и *O*-гликанов, свидетельствуя, что в неродственных олигосахаридных мотивах могут находиться эпитопы, узнаваемые одним и тем же

лектиновым доменом [61]. Для ряда других представителей группы лектинов Nictaba с F-box доменом у *A. thaliana* продемонстрировано взаимодействие с белками ASK (Arabidopsis-SKP1-like), еще одним компонентом комплекса убиквитинирования. Все это дает основания предположить, что, по крайней мере, некоторые лектины с F-box доменами могут играть важную роль в гомеостазе гликопротеинов, воспринимая неправильную укладку гликопротеинов и участвуя в убиквитин-протеасомной системе деградации.

Концентрация ядерно-цитоплазматических лектиновых белков внутри клетки часто возрастает при воздействии стрессовых факторов различной природы [51, 63]. Эти лектины называют “индуцибельными”. Была разработана концепция, согласно которой лектин-опосредованные белок-углеводные взаимодействия в цитоплазме и ядре играют важную роль в физиологии стресса растительной клетки [13, 63]. Следует, однако, отметить, что во всех случаях концентрации цитоплазматических лектинов в тканях растений остаются низкими. Поэтому было высказано предположение, что эти лектины участвуют в сигнальных реакциях в растительных клетках/тканях или между растениями и другими организмами [10, 13, 51, 63]. Предполагается, что эти процессы тесно связаны с интенсификацией *N*-гликозилирования белков при стрессе, поскольку многие защитные белки являются *N*-гликозилированными [51, 64]. Анализ углевод-белковых взаимодействий демонстрирует, что большинство растительных лектинов предпочтительнее взаимодействует со сложными высокоманнозными *N*-гликанами (углеводные модификации гликозилированных белков), чем с молекулами простых сахаров [65]. Предполагается, что это справедливо и для ядерно-цитоплазматических лектинов, хотя данных об их углеводной специфичности накоплено сравнительно немного [51]. Представлены аргументы в пользу того, что Nictaba может взаимодействовать с *N*-гликозилированными белками: связывание лектина с ядерными белками почти полностью отсутствует после обработки образцов ферментом PNGазой F, осуществляющей дегликозилирование [59].

В ответ на абиотические стрессовые стимулы, поранение, инфицирование, повышается экспрессия генов жакалинов [66]. Это семейство разделяют на две группы по углеводной специфичности и субклеточной локализации [13]. Галактозосвязывающие представители локализованы в вакуолях, тогда как маннозосвязывающие — в ядре и цитоплазме [67]. Для некоторых представителей была показана возможность неклассической секреции в апопласт [68]. Галактозосвязывающие жакалины характерны для растений семейства тутовые, тогда как ман-

нозосвязывающие распространены у всех зеленых растений [13]. Жакалин-подобный белок JAX1 *A. thaliana* может обеспечивать устойчивость растения к потекс-вирусам за счет снижения накопления вирусной РНК [69]. Домены жакалина, судя по всему, также могут служить ловушками для молекул-эффекторов патогенов, способствуя устойчивости растения к инфицированию [70]. Для белка Orysata (представитель семейства жакалинов у риса) была показана высокая инсектицидная активность [71]. Для некоторых белков показана возможная роль в процессах роста и развития растений [72]. Жакалин-родственные белки, лектиновый домен которых соединен с диригент-доменом, могут быть вовлечены в процессы биосинтеза лигнина, поскольку белки семейства диригент растений принимают участие в обеспечении регио- и стереоселективности реакций соединения монолигнолов в полимер [73, 74].

К ядерно-цитоплазматическим лектинам относятся и амарантины (рис. 3). Точная функция этих белков неизвестна, предполагается, что они участвуют в стресс-индуцированном сигналинге и способствуют адаптации растений к неблагоприятным условиям [75]. Существенное повышение экспрессии генов амарантинов наблюдали в кончиках корней проростков льна устойчивых к фузариозу сортов при заражении *Fusarium oxysporum* [76].

Агглютинин *Euonymus europaeus* (ЕЕА, семейство EUL), впервые обнаруженный в 1954 г., также входит в группу стресс-индуцибельных белков с лектиновым доменом. Семейство лектинов EUL присутствует у всех наземных растений [24]. Несмотря на высокое сходство в аминокислотной последовательности, для белков этого семейства показана различная углеводная специфичность [77, 78]. Для лектина риса OsEULD1b при помощи двугибридного анализа и BiFC (бимолекулярной флуоресцентной комплементации) показано взаимодействие с ДНК-связывающим белком MNB1B, гистоном 4, S-аденозилметионин синтазой 2 и рядом других стрессовых белков в условиях засухи [79]. Единственный белок семейства EUL, обнаруженный у *A. thaliana*, обозначаемый ArathEULS3, имеет цитоплазматическую и ядерную локализацию при отсутствии стресса, однако способен к неклассической секреции во внеклеточное пространство под воздействием стрессовых факторов [77, 80]. ArathEULS3, судя по всему, необходим для функционирования устьиц [81]. Также высказано предположение, что ArathEULS3 может быть частью более крупного белкового комплекса, включающего богатый глицином РНК-связывающий белок, и таким образом участвовать в регуляции процессов транскрипции [80].

3.3. Функции лектинов, локализованных в ЭПР и аппарате Гольджи

В эндо мембранной системе локализованы особые лектины, имеющие специфическую функцию. Речь идет, в первую очередь, о кальретикулинах, название которых происходит от двух слов: кальций и ретикулум. В эндоплазматическом ретикулуме свободные кальретикулины и мембраносвязанные кальнексины выполняют роль шаперонов и вовлечены в “контроль качества” гликопротеинов. Связывая гликановые структуры новосинтезированных белков, эти лектины предотвращают их неспецифическую агрегацию и способствуют правильному протеканию этапов фолдинга [82]. Данный процесс весьма консервативен у животных и растений, что свидетельствует о его важности для физиологии клетки [83]. В клетках животных роль шаперонов выполняют также малектины, при этом, у растений эти белки чаще имеют иную субклеточную локализацию и не вовлечены в процессы фолдинга. Однако в недавнем исследовании было продемонстрировано связывание малектина риса OsMLD1, локализованного в ЭПР и аппарате Гольджи, с гомологом рибофорина I риса (OsRpn1) — одной из субъединиц комплекса олигосахарилтрансферазы, задействованной в контроле качества гликопротеинов [84].

В аппарате Гольджи локализованы белки с галактозилтрансферазным доменом семейства 31 (GT31), которые у животных участвуют в созревании N-гликанов; среди них есть группа химеролектинов с галектиновыми доменами. У *A. thaliana* (по данным филогенетического анализа семейства GT31) такие химеролектины выделяют в отдельное подсемейство 1. Для одного члена подсемейства, обозначаемого GALT1, экспериментально установлено участие в созревании N-гликанов: он выполняет функцию галактозилтрансферазы и переносит галактозу (Gal) на концевой остаток GlcNAc с формированием β -1,3-связи на начальном этапе формирования эпитопа Льюиса [85]. В структуре белка галектиновый домен расположен между N-концевой областью, ответственной за заякоривание на мембране, и каталитическим доменом. Предполагается, что ни один из других членов подсемейства не участвует в созревании N-гликанов [82]. Недавно было предположено, что члены этого подсемейства, содержащего лектиновые домены, инициируют биосинтез арабиногалактана путем переноса галактозы на гидроксипролина арабиногалактановых белков [86].

3.4. Разнообразие и функции лектинов, локализованных на плазматической мембране и в клеточной стенке

Подавляющее большинство лектинов, локализованных на плазматической мембране и,

соответственно, имеющих доступ к гликанам клеточной стенки, являются рецептор-подобными белками и киназами. Это представители 6 семейств лектинов: Legume, GNA, LysM, C-типа, малектин-подобные и CRA (рис. 3) [10, 87]. Они участвуют в мониторинге состояния клеточной стенки, во взаимодействии с симбионтами и патогенами, являются первым звеном в цепочках сигнальных каскадов, запускаемых биотическими и абиотическими стресс-факторами [10].

Огромное разнообразие углеводных структур, с которыми сталкиваются лектиновые домены рецепторных киназ, определяет преобладание этой архитектуры среди всех лектиновых белков растений: около 50% последовательностей лектиновых белков составляют рецепторные киназы (табл. 1). При этом значительный вклад в такую многочисленность вносят два крупных лектиновых семейства — Legume и GNA, 80–90% которых являются киназами. Эволюционные расширения этих семейств шли за счет механизма тандемной дупликации, что является распространенным явлением у растений и может привести к функциональной дивергенции генов [88]. В описании физиологической роли лектиновых киназ исследования сосредоточены в основном на распознавании ими компонентов патоген-ассоциированных молекулярных паттернов (ПАМП) и/либо молекулярных паттернов, ассоциированных с повреждением (ДАМП), имеющих углеводные компоненты.

В восприятие *N*-ацетильных групп хитиновых олигосахаридов (компоненты ПАМП), поступающих от патогенов или симбионтов, вовлечены белки с доменом LysM. Рецепторная киназа *A. thaliana* AtCERK1 (chitin elicitor receptor kinase 1) является основным участником сигнального пути рецепции хитина и действует в качестве корецептора [89, 90]. Исследования кристаллической структуры показали, что олигомеры хитина связываются с LysM-доменами димеров AtCERK1 [91] и предполагалось, что AtCERK1 у *A. thaliana* может служить прямым рецептором хитина. Однако позднее было обнаружено, что другая киназа — AtLYK5 — с LysM доменом у *A. thaliana* демонстрирует кратно большее сродство к олигомерам хитина [92]. Кроме того, присутствие этого белка необходимо для образования димеров AtCERK1 и фосфорилирования этой киназы, в то время как киназный домен самой AtLYK5 неактивен, но необходим для взаимодействия между AtCERK1 и AtLYK5. Таким образом, рецепция хитинового сигнала комплексом AtCERK1-AtLYK5 и его передача на внутриклеточные сигнальные каскады митоген-активируемой протеинкиназы (МАПК) реализуется через активность киназного домена AtCERK1 [93]. Структурно родственные хити-

ну пептидогликаны клеточной стенки бактерий распознаются рецепторными белками с LysM доменом — LYM1 и LYM3, которые не имеют киназного домена и для запуска внутриклеточного сигнального каскада защиты от бактериальных инфекций через процессы фосфорилирования вместе с CERK1 образуют рецепторный комплекс [94]. Механизмы восприятия сигнала через лектины семейства LysM у разных видов растений могут различаться. Например, у белка риса OsCERK1 лектиновый домен не взаимодействует специфически с хитином и предполагается, что с олигосахаридами хитина взаимодействует OsCEBiP (гомолог LYM1/3) и образует комплекс с OsCERK1, что способствует развитию иммунных реакций у растения [95].

Роль рецептора олигосахаридов хитина предполагается для киназы с углевод-связывающим доменом семейства CRA — CHRK1. Апопластный домен CHRK1 демонстрирует значительную гомологию аминокислотной последовательности с хитиназой, но не обладает хитиназной активностью, поскольку в активном центре отсутствуют некоторые аминокислотные остатки, задействованные в реализации ферментативной функции хитиназ [87]. Для киназного домена CHRK1 показана возможность автофосфорилирования и экспериментально продемонстрирована локализация этого белка в мембранах растительных клеток. Экспрессия гена *CHRK1* в растениях *N. tabacum* резко возрастает при грибной патогенной атаке и инфицировании вирусом табачной мозаики [87].

Менее изученными в контексте функционирования являются рецептор-подобные киназы с лектиновыми доменами Legume и GNA, но показано их участие в иммунных ответах растений. Рецепторные киназы с Legume-доменом принимают участие во взаимодействии растений с другими организмами (насекомые, бактерии, оомицеты, грибы) и являются компонентами систем защиты [15]. Лектиновая рецепторная киназа, принадлежащая данному семейству, DORN1 (или P2K1), представляет собой первый рецептор внеклеточного АТФ, идентифицированный у растений [30]. При повреждении клеток растения вследствие различных стрессовых ситуаций молекулы АТФ высвобождаются во внеклеточное пространство и служат в качестве компонентов ДАМП, индуцируя далее соответствующие клеточные реакции (например, повышение уровня цитозольного Ca^{2+} , фосфорилирование МАПК и экспрессию генов) [96]. Пока не получено свидетельств того, что специфическое взаимодействие между углеводами и LecRLK Legume-типа реализуется или может участвовать в передаче сигналов ПАМП [4]. Накапливаются сведения, что передача сигналов таких LecRLK может быть опосредована посредством белок-белковых взаимодей-

ствий, например, та же киназа DORN1 участвует в поддержании адгезии клеточной стенки к плазматической мембране посредством белок-белковых взаимодействий с участием трипептидных мотивов Arg-Gly-Asp (RGD) [97].

Рецепторные киназы с GNA-доменом распознают высокоманнозные *N*-гликаны. Именно через маннозу идет связывание компонентов клеточной стенки патогенов лектином перца CaMBL1 (маннозосвязывающий лектин 1 *Capsicum annuum*), что играет роль в развитии реакции гиперчувствительности [98]. Лектиновая рецептор-подобная киназа этого семейства LORE (LIPOOLIGOSACCHARIDE-SPECIFIC REDUCED ELICITATION) у *A. thaliana* активирует иммунный ответ растения через взаимодействие с липополисахаридами бактерий, что индуцирует автофосфорилирование данной рецептор-подобной киназы и дальнейшее фосфорилирование ею цитоплазматических киназ PBL34, PBL35 и PBL36 [99]. Рецепторная киназа с GNA-доменом тополя PtRLK1 – ключевой регулятор колонизации корней растений грибами *Laccaria bicolor* [100]. Другой представитель семейства GNA – SpSRLK-5 томата – является белком устойчивости к *F. oxysporum* [101].

Помимо участия в формировании защитного ответа, некоторые рецепторы с GNA-доменом вовлечены в процессы роста и развития растения. Лектиновый домен присутствует в апопластной части рецепторных киназ S-локуса (SRK), участвующих в развитии реакции самонесовместимости у Brassicaceae. Эти киназы способны распознавать цистеин-богатые белки пыльцы S-локуса (SCR), кодируемые тем же S-гаплотипом, что приводит к ингибированию прорастания пыльцы [102, 103]. Рецепторная киназа *A. thaliana* ARK2 за счет взаимодействия с E3-лигазой 9 (AtPUB9) участвует в регуляции роста боковых корней в условиях фосфатного голодания [104]. Однако в обоих случаях предполагаемые маннозосвязывающие свойства лектинового домена GNA-типа у LecRLK не были подтверждены.

К числу наиболее активно изучаемых в последнее время относятся малектин-подобные белки. Для киназы FERONIA (FER) с малектин-подобным доменом продемонстрирована прямая связь с гомогалактуронаном, компонентом пектиновой составляющей клеточной стенки [105], хотя в целом информации о взаимодействии лектиновых доменов рецепторных киназ с углеводными структурами клеточной стенки самого растения крайне мало. Киназа FER является самой изученной на сегодняшний день из группы CrRLK1L (белков, подобных рецептор-подобной киназе 1 *Catharanthus roseus*). Рецептор-подобные киназы этой группы играют роль сенсоров состояния клеточной стенки рас-

тений. С внеклеточными доменами этих белков способны взаимодействовать короткие пептиды RAPID ALKALINIZATION FACTOR (RALF), что способствует образованию комплекса киназ группы CrRLK1L с белками LRE (LORELEI) и/или LLG (LORELEI-подобные гликозилфосфатидилинозитол-заякоренные белки), что, в свою очередь, приводит к активации RopGEF (ROP guanine nucleotide exchange factor) [106]. Тем самым киназы группы CrRLK1L могут принимать участие в передаче разнообразных сигналов, регулирующих рост клеток, морфогенез растений, размножение, иммунитет, гормональный сигналинг и реакции на стрессовые факторы (рис. 4) [107]. Ряд этапов в этих процессах изучен достаточно подробно. Киназа FER вместе с LLG1 участвует в образовании комплекса паттерн-распознающих рецепторов, индуцируемом ПАМП [108]. В то же время, взаимодействие этого же рецептора с RALF1 и RALF23 подавляет растяжение клеток за счет ингибирования активности H^+ -АТФазы 2 (рис. 4) [106, 111]. Показано участие FER в восприятии механического стресса посредством активации сигнального пути ROP6, в результате чего наблюдается реорганизация кортикальных микротрубочек (рис. 4) [109].

Другой белок группы CrRLK1L – THESEUS 1 (THE1) является рН-зависимым рецептором RALF34, связываясь с которым, он принимает участие в регуляции инициации боковых корней [112]. Показано, что THE1 также является частью системы контроля целостности клеточной стенки в растущих клетках *A. thaliana* и активация этого рецептора наблюдается при нарушениях синтеза целлюлозы и других повреждениях клеточной стенки вследствие абиотического или биотического стресса [113]. Участие в удлинении клеток во время вегетативного роста в роли компонентом одного сигнального пути предполагается для FER, THE1 и еще одной киназы этой группы HERCULES RECEPTOR KINASE 1 (HERK1) [114]. Еще одна киназа группы CrRLK1L (ERULUS) функционирует как негативный регулятор активности пектинметилэстераз и, предположительно, участвует в регуляции состава клеточной стенки в корневых волосках [115].

Детально изучается вклад ряда представителей группы CrRLK1L в процессы репродукции растений. Рецепторы ANXUR 1/2 (ANX1/2) и BUDDHA'S PAPER SEAL 1/2 (BUPS1/2) – образуют гетеромерные комплексы на поверхности клеток пыльцевых трубок *A. thaliana*, которые способны воспринимать сигнальные пептиды RALF4/19, вырабатываемые собственными клетками пыльцевой трубки [116]. Это приводит к активации ROP2-RBOHH/J пути образования активных форм кислорода (АФК) и поддержанию целостности клеточной стенки

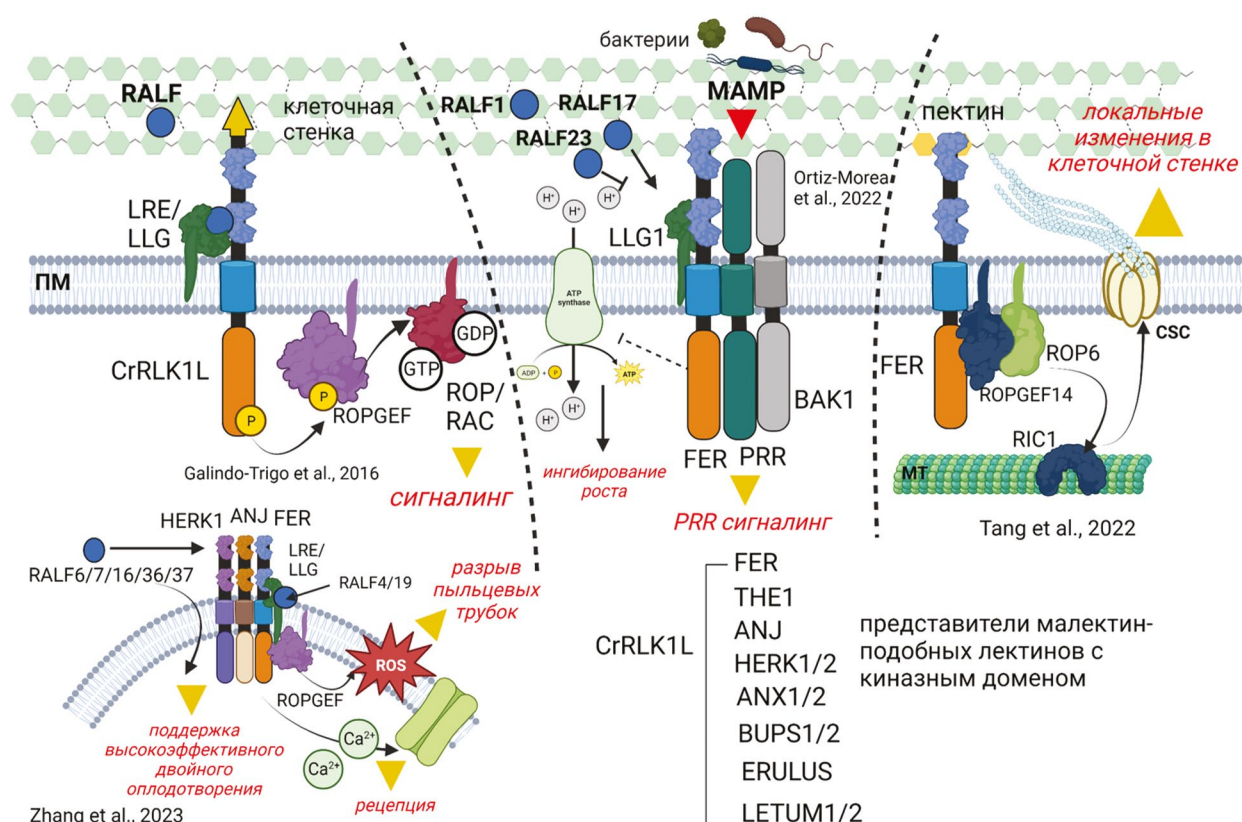


Рис. 4. Ряд функций, описанных для CrRLK1L. Пояснения даны в тексте. Рисунок создан на основе [60, 108–110] с модификациями с помощью biorender (<https://www.biorender.com/>).

во время удлинения клеток [117]. В то же время, вырабатываемый яйцеклеткой сигнальный пептид RALF34, достигая пыльцевой трубки, способен конкурировать с RALF4/19 за связывание с рецептором и, вероятно, его взаимодействие с комплексом ANX-BUPS вызывает разрыв пыльцевой трубки и высвобождение сперматозоидов (рис. 4) [116, 118]. В недавних исследованиях показано, что вместе с FER киназы ANJEA (ANJ) и HERK1 способны взаимодействовать с секретируемыми пыльцевой трубкой RALF6/7/16/36/37 (рис. 4) для нормального функционирования процессов репродукции и предотвращения полиспермии [119]. Через другие RALF-белки (RALF23/33), но с участием тех же киназ (FER/ANJ), в рыльце цветка проходит регуляция синтеза АФК через сигнальный путь ROP GEF-ROP2-RBOHD. Этот синтез подавляется после опыления цветка, поскольку пептиды пыльцы POLLEN COAT PROTEIN B (PCP-Bs) конкурируют с RALF23/33 за связывание FER/ANJ, в конечном итоге, это способствует гидратации пыльцы и прорастанию пыльцевых трубок [117].

В группе CrRLK1L описаны также рецепторы LETUM 1 и 2, которые через образование комплекса с LLG1 принимают участие в иммунных реакциях растений через белок SUMM2

(suppressor of MKK1MKK2) – внутриклеточный иммунный рецептор группы NLR (nucleotide-binding domain leucine-rich repeat) [108].

Будучи мембраносвязанными белками, лектиновые домены которых локализуются в апопласте, малектиновые рецептор-подобные киназы контактируют со многими компонентами клеточностеночного матрикса, помимо пептидов, пектина и белков семейства LRE и LLG. Эти более широкие взаимодействия могут обеспечить сигнальную связь с молекулами, у которых отсутствует цитоплазматический домен, такими как GPI-заякоренные белки с арабиногалактановым модулем и пластоцианин-подобным доменом или связать перестройки в клеточной стенке с внутриклеточными процессами, как в случае с взаимодействием между FER и экстенсинами (LRX) – белками, тесно связанными с клеточной стенкой и содержащими лейцин-богатые повторы [20, 120]. Около сотни экстенсинов, несколько десятков малектин-подобных киназ, полтора десятка RALF-пептидов формируют разветвленную сеть возможностей для передачи сигналов от углеводных структур клеточной стенки, создавая множественную поливариантность для тонкой регуляции развития растительного организма и его взаимодействия с окружающей средой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая представленные материалы, можно отметить, что для растений характерны: а) высокая представленность белков с лектиновыми доменами; б) особая распространенность отдельных семейств лектиновых доменов; в) разнообразие набора членов некоторых семейств лектинов в зависимости от вида растения; г) модульная организация белков с лектиновыми доменами; д) сочетание лектиновых и киназных доменов в одном белке; высокая доля таких белков. Лектиновые домены, их набор и сочетание с другими элементами в структуре белка могут относиться к тем важным компонентам, которые обеспечивают “самость” различных видов растений. Лектиновые белки локализованы во всех органах растений, в различных субклеточных компартментах; они участвуют в различных процессах и выполняют разнообразные функции (рис. 3). Большинство лектинов присутствует в растительных тканях в малых количествах.

Функционирование значительной части лектинов растений связано с их взаимодействием с гликозилированными белками. Конкретные процессы, в которых задействованы такие лектины, многочисленны, что связано с разнообразием функций гликозилированных белков, свойства которых могут модулироваться за счет взаимодействия с лектинами. К этой группе относятся большинство лектиновых белков растений с ядерно-цитоплазматической локализацией, включая те, которые взаимодействуют с гликозилированными гистонами или служат шаперонами, осуществляющими контроль правильности фолдинга гликопротеина, распознавая его гликаны. Кроме того, лектиновые домены могут быть структурными элементами белков, участвуя, вероятно, в формировании дополнительных сайтов для взаимодействия с партнерами, как, например, в случае специфичных для растений кинезинов с малектиновыми доменами или галактозилтрансфераз с галектиновыми доменами.

Более половины белков с лектиновыми доменами содержат трансмембранные и киназные домены (табл. 1), причем лектиновые домены располагаются за пределами плазмалеммы и имеют доступ к гликанам клеточной стенки, а киназный домен локализован в цитоплазме. Именно такие лектиновые рецептор-подобные киназы особенно характерны для растений, что связано, вероятно, с исключительным разнообразием и многофункциональностью поли- и олигосахаридов, которые могут присутствовать в апопласте. Фрагменты полисахаридов, которые образуются при атаке патогенов, могут распознаваться лектиновыми доменами и передавать сигнал далее внутрь клетки — защитная функция

белков с лектиновыми доменами всегда предполагалась и в ряде случаев надежно продемонстрирована экспериментально.

В последние годы особый интерес и внимание вызывает функционирование лектиновых рецептор-подобных киназ и лектиновых белков клеточной стенки в ходе развития растительного организма. В частности, предполагается, что такие белки, взаимодействуя с полисахаридами и другими компонентами клеточной стенки, позволяют оценивать ее состояние (например, механические параметры) и формировать соответствующие сигналы. В этой области экспериментальная фактология только начинает накапливаться, поскольку исследования сталкиваются с серьезными методическими сложностями. Какой компонент клеточной стенки узнает лектиновый домен? Что фосфорилирует киназный домен? Какой стимул и за счет чего приводит к передаче сигнала? Для подавляющего большинства лектиновых рецептор-подобных киназ эти вопросы пока остаются без ответа. Задача осложняется тем, что формирование и передача сигнала связаны не просто с работой индивидуального белка, а с функционированием сложной сети партнеров, в которую могут входить гомо- и гетерологичные лектиновые рецептор-подобные киназы, разнообразные гликаны, белки клеточной стенки, каждый из которых кодируется, как правило, большим мультигенным семейством с ярко выраженной дифференциальной экспрессией отдельных представителей. Взаимодействия в этой сети зависят от присутствия ионов металлов и величины pH. Вся эта многовариантность, вероятно, и создает ту сложную систему связей, которая характерна для функционирования живого. При этом лектиновые домены играют особую роль в растениях, что связано с особой распространенностью и функциональной значимостью различных углеводов в этом типе организмов. А значит, предстоит расширять подходы для их исследования и формировать новые элементы в представлениях о функционировании растительного организма.

Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра “Казанский научный центр Российской академии наук” и при частичной поддержке Российского научного фонда (проект № 20-64-47036).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Peumans W.J., Van Damme E.J.M.* Lectins as plant defense proteins // *Plant Physiol.* 1995. V. 109. P. 346. <https://doi.org/10.1104/pp.109.2.347>
2. *Van Holle S., De Schutter K., Eggermont L., Tsaneva M., Dang L., Van Damme E.J.M.* Comparative study of lectin domains in model species: New insights into evolutionary dynamics // *Int. J. Mol. Sci.* 2017. V. 18. P. 1136. <https://doi.org/10.3390/ijms18061136>
3. *Van Holle S., Van Damme E.J.M.* Messages from the past: New insights in plant lectin evolution // *Front. Plant Sci.* 2019. V. 10. P. 36. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00036>
4. *De Coninck T., Van Damme E.J.M.* The multiple roles of plant lectins // *Plant Sci.* 2021. V. 313. P. 111096. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.111096>
5. *Gavande P.V., Goyal A., Fontes C.M.G.A.* Carbohydrates and carbohydrate-active enzymes (CAZyme): An overview // *Glycoside Hydrolases.* 2023. P. 1. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91805-3.00012-5>
6. *Boraston A.B., Bolam D.N., Gilbert H.J., Davies G.J.* Carbohydrate-binding modules: fine-tuning polysaccharide recognition // *Biochem. J.* 2004. V. 382. P. 769. <https://doi.org/10.1042/BJ20040892>
7. *Van Damme E.J.M., Allen A.K., Peumans W.J.* Isolation and characterization of a lectin with exclusive specificity towards mannose from snowdrop (*Galanthus nivalis*) bulbs // *FEBS lett.* 1987. V. 215. P. 140. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(87\)80129-1](https://doi.org/10.1016/0014-5793(87)80129-1)
8. *Van Damme E.J.M.* 35 years in plant lectin research: a journey from basic science to applications in agriculture and medicine // *Glycoconjugate J.* 2022. V. 39. P. 83. <https://doi.org/10.1007/s10719-021-10015-x>
9. *Nonomura A.M., Shevela D., Komath S.S., Biel K.Y., Govindjee G.* The carbon reactions of photosynthesis: role of lectins and glycoregulation // *Photosyn.* 2020. V. 58. P. 1090. <https://doi.org/10.32615/ps.2020.064>
10. *De Coninck T., Van Damme E.J.M.* Plant lectins: Handymen at the cell surface // *Cell Surf.* 2022. V. 8. P. 100091. <https://doi.org/10.1016/j.tcs.2022.100091>
11. *Goldstein I.J., Poretz R.D.* Isolation and chemical properties of lectins. In the lectins: properties, functions and applications in biology and medicine. Michigan: Academic Press. 1986. P. 33. ISBN: 9780124499454.
12. *Goldstein I.J., Winter H.C., Poretz R.D.* Plant lectins: tools for the study of complex carbohydrates. In *Glycoproteins II*. Amsterdam: Elsevier. 1997. P. 403. ISBN: 9780080860909.
13. *Van Damme E.J.M., Lannoo N., Peumans W.J.* Plant lectins // *Adv. Bot. Res.* 2008. V. 48. P. 107. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(08\)00403-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)00403-5)
14. *Jiang S.Y., Ma Z., Ramachandran S.* Evolutionary history and stress regulation of the lectin superfamily in higher plants // *BMC Evol. Biol.* 2010. V. 10. P. 1. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-79>
15. *Bellande K., Bono J.J., Savelli B., Jamet E., Canut H.* Plant lectins and lectin receptor-like kinases: how do they sense the outside? // *Int. J. Mol. Sci.* 2017. V. 18. P. 1164. <https://doi.org/10.3390/ijms18061164>
16. *Kumar V., Donev E.N., Barbut F.R., Kushwah S., Mannapperuma C., Urbancsok J., Mellerowicz E.J.* Genome-wide identification of *Populus* malectin/malectin-like domain-containing proteins and expression analyses reveal novel candidates for signaling and regulation of wood development // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. P. 588846.
17. *Eggermont L., Verstraeten B., Van Damme E.J.M.* Genome wide screening for lectin motifs in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Genome.* 2017. V. 10. P. plantgenome2017.02.0010. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2017.02.0010>
18. *Petrova N., Nazipova A., Gorshkov O., Mokshina N., Patova O., Gorshkova T.* Gene expression patterns for proteins with lectin domains in flax stem tissues are related to deposition of distinct cell wall types // *Front. Plant Sci.* 2021. V. 12. P. 634594. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.634594>
19. *Aglyamova A., Petrova N., Gorshkov O., Kozlova L., Gorshkova T.* Growing maize root: Lectins involved in consecutive stages of cell development // *Plants.* 2022. V. 11. P. 1799. <https://doi.org/10.3390/plants11141799>
20. *Yang H., Wang D., Guo L., Pan H., Yvon R., Garman S., Wu H., Cheung A.Y.* Malectin/Malectin-like domain-containing proteins: a repertoire of cell surface molecules with broad functional potential // *Cell Surf.* 2021. V. 7. P. 100056. <https://doi.org/10.1016/j.tcs.2021.100056>
21. *Zhang Q., Chen S., Bao Y., Wang D., Wang W., Chen R., Li Y., Xu G., Feng X., Liang X., Dou D.* Functional diversification analysis of soybean malectin/malectin-like domain containing receptor-like kinases in immunity by transient expression assays // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13. P. 938876. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.938876>
22. *Jing X.Q., Shalmani A., Zhou M.R., Shi P.T., Muhammad I., Shi Y., Sharif R., Li W., Liu W., Chen K.M.* Genome-wide identification of malectin/malectin-like domain containing protein family genes in rice and their expression regulation under various hormones, abiotic stresses, and heavy metal treatments // *J. Plant Growth Regul.* 2020. V. 39. P. 492. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09997-8>
23. *Агълъмова А.Р., Хакимова А.Р., Горшков О.В., Горшкова Т.А.* *Physcomitrium patens* – модель для изучения эволюции белков с лектиновыми доменами у растений // *Физиология растений.* 2024. Т. 71.

24. Fouquaert E., Peumans W.J., Vandekerckhove T., Onghenaert M., Van Damme E.J. Proteins with an Euonymus lectin-like domain are ubiquitous in Embryophyta // BMC Plant Biol. 2009. V. 9. P. 1. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-136>
25. Tsaneva M., De Schutter K., Verstraeten B., Van Damme E.J. Lectin sequence distribution in QTLs from rice (*Oryza sativa*) suggest a role in morphological traits and stress responses // Int. J. Mol. Sci. 2019. V. 20. P. 437. <https://doi.org/10.3390/ijms20020437>
26. Tsaneva M., Van Damme E.J.M. 130 years of plant lectin research // Glycoconjugate J. 2020. V. 37. P. 533. <https://doi.org/10.1007/s10719-020-09942-y>
27. Silva R.M.S., Buzo F.F., Pavani R.T., de Mendonça Ludgero A.K., Taylor K.M.H., Duarte C.E.M. Plant lectins: an overview // Peer Review. 2023. V. 5. P. 303. <https://doi.org/10.53660/812.prw2242>
28. Varki A., Gagneux P. Biological functions of glycans. In: Essentials of Glycobiology. 3rd ed. // New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor. 2015. PMID: 28876862.
29. Komath S.S., Kavitha M., Swamy M.J. Beyond carbohydrate binding: new directions in plant lectin research // Org. Biomol. Chem. 2006. V. 4. P. 973. <https://doi.org/10.1039/B515446D>
30. Choi J., Tanaka K., Cao Y., Qi Y., Qiu J., Liang Y., Lee S., Stacey G. Identification of a plant receptor for extracellular ATP // Sci. 2014. V. 343. P. 290. <https://doi.org/10.1126/science.343.6168.290>
31. Pham A.Q., Cho S.H., Nguyen C.T., Stacey G. *Arabidopsis* lectin receptor kinase P2K2 is a second plant receptor for extracellular ATP and contributes to innate immunity // Plant Physiol. 2020. V. 183. P. 1364. <https://doi.org/10.1104/pp.19.01265>
32. Bouwmeester K., Govers F. *Arabidopsis* L-type lectin receptor kinases: phylogeny, classification, and expression profiles // J. Exp. Bot. 2009. V. 60. P. 4383. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp277>
33. Wang C., Zhou M., Zhang X., Yao J., Zhang Y., Mou Z. A lectin receptor kinase as a potential sensor for extracellular nicotinamide adenine dinucleotide in *Arabidopsis thaliana* // eLife. 2017. V. 6. P. e25474. <https://doi.org/10.7554/eLife.25474>
34. Pustai A., Bardocz S. Biological effects of plant lectins on the gastrointestinal tract metabolic consequences and applications // Trends Glycosci. Glycotechnol. 1996. V. 8. P. 149. <https://doi.org/10.4052/tigg.8.149>
35. Edelman G.M., Cunningham B.A., Reeke Jr G.N., Becker J.W., Waxdal M.J., Wang J.L. The covalent and three-dimensional structure of concanavalin A // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1972. V. 69. P. 2580. <https://doi.org/10.1073/pnas.69.9.2580>
36. Vijayan M., Chandra N. Lectins // Curr. Opin. Struct. Biol. 1999. V. 9. P. 707. [https://doi.org/10.1016/S0959-440X\(99\)00034-2](https://doi.org/10.1016/S0959-440X(99)00034-2)
37. Taylor M.E., Drickamer K. Convergent and divergent mechanisms of sugar recognition across kingdoms // Curr. Opin. Struct. Biol. 2014. V. 28. P. 14. <https://doi.org/10.1016/j.sbi.2014.07.003>
38. Barre A., Bourne Y., Van Damme E.J., Rougé, P. Overview of the structure–function relationships of mannose-specific lectins from plants, algae and fungi // Int. J. Mol. Sci. 2019. V. 20. P. 254. <https://doi.org/10.3390/ijms20020254>
39. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений // Журнал Общей биологии. 2007. Т. 68. С. 109.
40. Бабоша А.В. Лектины и проблема распознавания фитопатогенов растением-хозяином // Журнал Общей биологии. 2008. Т. 69. С. 379.
41. Рожнова Н.А., Геращенко Г.А., Бабоша А.В. Индукция фитогемагглютинирующей активности в растениях картофеля *in vitro* арахидоновой кислотой // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 603.
42. De Schutter K., Van Damme E.J.M. Protein-carbohydrate interactions as part of plant defense and animal immunity // Molecules. 2015. V. 20. P. 9029. <https://doi.org/10.3390/molecules20059029>
43. Van Holle S., Van Damme E.J.M. Distribution and evolution of the lectin family in soybean (*Glycine max*) // Molecules. 2015. V. 20. P. 2868. <https://doi.org/10.3390/molecules20022868>
44. Nsimba-Lubaki M., Peumans W.J. Seasonal fluctuations of lectins in barks of elderberry (*Sambucus nigra*) and black locust (*Robinia pseudoacacia*) // Plant Physiol. 1986. V. 80. P. 747. <https://doi.org/10.1104/pp.80.3.747>
45. Wetzel S., Demmers C., Greenwood J.S. Seasonally fluctuating bark proteins are a potential form of nitrogen storage in three temperate hardwoods // Planta. 1989. V. 178. P. 275. <https://doi.org/10.1007/BF00391854>
46. Berthelot K., Peruch F., Lecomte S. Highlights on *Hevea brasiliensis* (pro) hevein proteins // Biochimie. 2016. V. 127. P. 258. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biochi.2016.06.006>
47. Chrispeels M.J., Raikhel N.V. Lectins, lectin genes, and their role in plant defense // Plant Cell. 1991. V. 3. P. 1. <https://doi.org/10.1105/tpc.3.1.1>
48. Iseli B., Boller T., Neuhaus J.M. The N-terminal cysteine-rich domain of tobacco class I chitinase is essential for chitin binding but not for catalytic or antifungal activity // Plant Physiol. 1993. V. 103. P. 221. <https://doi.org/10.1104/pp.103.1.221>
49. Broekaert W.F., Van Parijs J.A.N., Leyns F., Joos H., Peumans W.J. A chitin-binding lectin from stinging nettle rhizomes with antifungal properties // Sci. 1989. V. 245. P. 1100. <https://doi.org/10.1126/science.245.4922.1100>
50. Naithani S., Komath S.S., Nonomura A., Govindjee G. Plant lectins and their many roles: Carbohydrate-binding and beyond // J. Plant Physiol. 2021. V. 266. P. 153531. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2021.153531>

51. Lannoo N., Van Damme E.J.M. Nucleocytoplasmic plant lectins // *Biochim. Biophys. Acta / Gen. Subj.* 2010. V. 1800. P. 190.
<https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2009.07.021>
52. Yoneda Y., Imamoto-Sonobe N., Yamaizumi M., Uchida T. Reversible inhibition of protein import into the nucleus by wheat germ agglutinin injected into cultured cells // *Exp. Cell Res.* 1987. V. 173. P. 586.
[https://doi.org/10.1016/0014-4827\(87\)90297-7](https://doi.org/10.1016/0014-4827(87)90297-7)
53. Delporte A., De Zaeytijd J., De Storme N., Azmi A., Geelen D., Smagghe G., Guisez Y., Van Damme E.J. Cell cycle-dependent O-GlcNAc modification of tobacco histones and their interaction with the tobacco lectin // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. V. 83. P. 151.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.07.021>
54. Schouppe D., Ghesquière B., Menschaert G., De Vos W.H., Bourque S., Trooskens G., Proost P., Gevaert K., Van Damme E.J. Interaction of the tobacco lectin with histone proteins // *Plant Physiol.* 2011. V. 155. P. 1091.
<https://doi.org/10.1104/pp.110.170134>
55. Eggermont L., Stefanowicz K., Van Damme E.J.M. Nictaba homologs from *Arabidopsis thaliana* are involved in plant stress responses // *Front. Plant Sci.* 2018. V. 8. P. 2218.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02218>
56. Gómez G., Pallás V. Identification of an *in vitro* ribonucleoprotein complex between a viroid RNA and a phloem protein from cucumber plants // *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2001. V. 14. P. 910.
<https://doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.7.910>
57. Wang M.B., Boulter D., Gatehouse J.A. Characterization and sequencing of cDNA clone encoding the phloem protein PP2 of *Cucurbita pepo* // *Plant Mol. Biol.* 1994. V. 24. P. 159.
<https://doi.org/10.1007/BF00040582>
58. Read S.M., Northcote D.H. Subunit structure and interactions of the phloem proteins of *Cucurbita maxima* (pumpkin) // *Eur. J. Biochem.* 1983. V. 134. P. 561.
<https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1983.tb07603.x>
59. Lannoo N., Peumans W.J., Van Pamel E., Alvarez R., Xiong T.C., Hause G., Mazars C., Van Damme E.J. Localization and *in vitro* binding studies suggest that the cytoplasmic/nuclear tobacco lectin can interact *in situ* with high-mannose and complex N-glycans // *FEBS Lett.* 2006. V. 580. P. 6329.
<https://doi.org/10.1016/j.febslet.2006.10.044>
60. Galindo-Trigo S., Grand T.M., Voigt C.A., Smith L.M. A malectin domain kinesin functions in pollen and seed development in *Arabidopsis* // *J. Exp. Bot.* 2020. V. 71. P. 1828.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eraa023>
61. Stefanowicz K., Lannoo N., Proost P., Van Damme E.J. *Arabidopsis* F-box protein containing a Nictaba-related lectin domain interacts with N-acetylglucosamine structures // *FEBS Open Bio.* 2012. V. 2. P. 151.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.fob.2012.06.002>
62. Stefanowicz K., Lannoo N., Van Damme E.J.M. Plant F-box proteins-judges between life and death // *Crit. Rev. Plant Sci.* 2015. V. 34. P. 523.
<https://doi.org/10.1080/07352689.2015.1024566>
63. Van Damme E.J.M., Barre A., Rougé P., Peumans W.J. Cytoplasmic/nuclear plant lectins: a new story // *Trends Plant Sci.* 2004. V. 9. P. 484.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.08.003>
64. Pattison R.J., Amtmann A. N-glycan production in the endoplasmic reticulum of plants // *Trends Plant Sci.* 2009. V. 14. P. 92.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.11.008>
65. Van Damme E.J.M., Smith D.F., Cummings R., Peumans W.J. Glycan arrays to decipher the specificity of plant lectins / The Molecular Immunology of Complex Carbohydrates-3 In *Advances in Experimental Medicine and Biology* // Ed. Wu A.M. Springer Science. 2011. P. 757.
https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7877-6_39
66. Song M., Xu W., Xiang Y., Jia H., Zhang L., Ma Z. Association of jacalin-related lectins with wheat responses to stresses revealed by transcriptional profiling // *Plant Mol. Biol.* 2014. V. 84. P. 95.
<https://doi.org/10.1007/s11103-013-0121-5>
67. Lannoo N., Van Damme E.J.M. Lectin domains at the frontiers of plant defense // *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. P. 397.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00397>
68. Pinedo M., Orts F., de Oliveira Carvalho A., Regente M., Soares J.R., Gomes V.M., de la Canal L. Molecular characterization of Helja, an extracellular jacalin-related protein from *Helianthus annuus*: Insights into the relationship of this protein with unconventionally secreted lectins // *J. Plant Physiol.* 2015. V. 183. P. 144.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.06.004>
69. Esch L., Schaffrath U. An update on jacalin-like lectins and their role in plant defense // *Int. J. Mol. Sci.* 2017. V. 18. P. 1592.
<https://doi.org/10.3390/ijms18071592>
70. Krattinger S.G., Keller B. Molecular genetics and evolution of disease resistance in cereals // *New Phytol.* 2016. V. 212. P. 320.
<https://doi.org/10.1111/nph.14097>
71. Al Atalah B., Smagghe G., Van Damme E.J.M. Oryzata, a jacalin-related lectin from rice, could protect plants against biting-chewing and piercing-sucking insects // *Plant Sci.* 2014. V. 221. P. 21.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.01.010>
72. Jiang J.F., Xu Y.Y., Chong K. Overexpression of OsJAC1, a lectin gene, suppresses the coleoptile and stem elongation in rice // *J. Integr. Plant Biol.* 2007. V. 49. P. 230.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00428.x>
73. Ma Q.H., Liu Y.C. TaDIR13, a dirigent protein from wheat, promotes lignan biosynthesis and enhances pathogen resistance // *Plant Mol. Biol. Rep.* 2015. V. 33. P. 143.
<https://doi.org/10.1007/s11105-014-0737-x>
74. Paniagua C., Bilkova A., Jackson P., Dabrowski S., Riber W., Didi V., Houser J., Gigli-Bisceglia N., Wim-

- merova M., Budínská E., Hamann T., Hejatk J. Dirigent proteins in plants: modulating cell wall metabolism during abiotic and biotic stress exposure // J. Exp. Bot. 2017. V. 68. P. 3287.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erx141>
75. Dang L., Rougé P., Van Damme E.J.M. Amaranthin-like proteins with aerolysin domains in plants // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. P. 1368.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01368>
 76. Petrova N., Mokshina N. Using FIBexDB for in-depth analysis of flax lectin gene expression in response to *Fusarium oxysporum* infection // Plants. 2022. V. 11. P. 163.
<https://doi.org/10.3390/plants11020163>
 77. Van Hove J., Fouquaert E., Smith D.F., Proost P., Van Damme E.J. Lectin activity of the nucleocytoplasmic EUL protein from *Arabidopsis thaliana* // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2011. V. 414. P. 101.
<https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.031>
 78. Lambin J., Demirel Asci S., Dubiel M., Tsaneva M., Verbeke I., Wytynck P., De Zaeytjij J., Smagghe G., Subramanyam K., Van Damme E.J. OsEUL lectin gene expression in rice: stress regulation, subcellular localization and tissue specificity // Front. Plant Sci. 2020. V. 11. P. 185.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00185>
 79. Sahid S., Roy C., Paul S., Datta R. Rice lectin protein r40c1 imparts drought tolerance by modulating S-adenosylmethionine synthase 2, stress-associated protein 8 and chromatin-associated proteins // J. Exp. Bot. 2020. V. 71. P. 7331.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eraa400>
 80. Dubiel M., De Coninck T., Osterne V.J.S., Verbeke I., Van Damme D., Smagghe G., Van Damme E.J. The ArathEULS3 lectin ends up in stress granules and can follow an unconventional route for secretion // Int. J. Mol. Sci. 2020. V. 21. P. 1659.
<https://doi.org/10.3390/ijms21051659>
 81. Van Hove J., De Jaeger G., De Winne N., Guisez Y., Van Damme E.J. The *Arabidopsis* lectin EULS3 is involved in stomatal closure // Plant Sci. 2015. V. 238. P. 312.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.07.005>
 82. Strasser R. Plant protein glycosylation // Glycobiology. 2016. V. 26. P. 926.
<https://doi.org/10.1093/glycob/cww023>
 83. Caramelo J.J., Parodi A.J. Getting in and out from calnexin/calreticulin cycles // J. Biol. Chem. 2008. V. 283. P. 10221.
<https://doi.org/10.1074/jbc.R700048200>
 84. Feng H., Qiu T., Yin C., Zhao X., Xu G., Qi L., Zhang Y., Peng Y., Zhao W. The rice malectin regulates plant cell death and disease resistance by participating in glycoprotein quality control // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. P. 5819.
<https://doi.org/10.3390/ijms23105819>
 85. Strasser R., Bondili J.S., Vavra U., Schoberer J., Svoboda B., Glossl J., Léonard R., Stadlmann J., Altmann F., Steinkellner H., Mach L. A unique β 1, 3-galactosyltransferase is indispensable for the biosynthesis of N-glycans containing Lewis a structures in *Arabidopsis thaliana* // Plant Cell. 2007. V. 19. P. 2278.
<https://doi.org/10.1105/tpc.107.052985>
 86. Basu D., Wang W., Ma S., DeBrosse T., Poirier E., Emch K., Soukup E., Tian L., Showalter A.M. Two hydroxyproline galactosyltransferases, GALT5 and GALT2, function in arabinogalactan-protein glycosylation, growth and development in *Arabidopsis* // PLoS One. 2015. V. 10. P. e0125624.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125624>
 87. Kim Y.S., Lee J.H., Yoon G.M., Cho H.S., Park S.W., Suh M.C., Choi D., Ha H.J., Liu J.R., Pai H.S. CHRK1, a chitinase-related receptor-like kinase in tobacco // Plant Physiol. 2000. V. 123. P. 905.
<https://doi.org/10.1104/pp.123.3.905>
 88. Liu P.L., Wan J.N., Guo Y.P., Ge S., Rao G.Y. Adaptive evolution of the chrysanthemyl diphosphate synthase gene involved in irregular monoterpene metabolism // BMC evolutionary biology. 2012. V. 12. P. 1.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-214>
 89. Yang C., Wang E., Liu J. CERK1, more than a co-receptor in plant-microbe interactions // New Phytol. 2022. V. 234. P. 1606.
<https://doi.org/10.1111/nph.18074>
 90. Miya A., Albert P., Shinya T., Desaki Y., Ichimura K., Shirasu K., Narusaka Y., Kawakami N., Kaku H., Shibuya N. CERK1, a LysM receptor kinase, is essential for chitin elicitor signaling in *Arabidopsis* // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2007. V. 104. P. 19613.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0705147104>
 91. Liu T., Liu Z., Song C., Hu Y., Han Z., She J., Fan F., Wang J., Jin C., Chang J., Zhou J.M., Chai J. Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor // Sci. 2012. V. 336. P. 1160.
<https://doi.org/10.1126/science.1218867>
 92. Cao Y., Liang Y., Tanaka K., Nguyen C.T., Jedrzejszak R.P., Joachimiak A., Stacey G. The kinase LYK5 is a major chitin receptor in *Arabidopsis* and forms a chitin-induced complex with related kinase CERK1 // eLife. 2014. V. 3. P. e03766.
<https://doi.org/10.7554/eLife.03766>
 93. Yamada K., Yamaguchi K., Shirakawa T., Nakagami H., Mine A., Ishikawa K., Fujiwara M., Narusaka M., Narusaka Y., Ichimura K., Kobayashi Y., Matsui H., Nomura Y., Nomoto M., Tada Y. et al. The *Arabidopsis* CERK 1-associated kinase PBL 27 connects chitin perception to MAPK activation // EMBO J. 2016. V. 35. P. 2468.
<https://doi.org/10.15252/embj.201694248>
 94. Willmann R., Lajunen H.M., Erbs G., Newman M.A., Kolb D., Tsuda K., Katagiri F., Fliegmann J., Bono J.J., Cullimore J.V., Jehle A.K., Götz F., Kulik A., Molinaro A., Lipka V. et al. *Arabidopsis* lysin-motif proteins LYM1 LYM3 CERK1 mediate bacterial peptidoglycan sensing and immunity to bacterial infection // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2011. V. 108. P. 19824.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1112862108>

95. *Desaki Y., Miyata K., Suzuki M., Shibuya N., Kaku H.* Plant immunity and symbiosis signaling mediated by LysM receptors // *Innate Immun.* 2018. V. 24. P. 92. <https://doi.org/10.1177/1753425917738885>
96. *Tanaka K., Choi J., Cao Y., Stacey G.* Extracellular ATP acts as a damage-associated molecular pattern (DAMP) signal in plants // *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. P. 446. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00446>
97. *Gouget A., Senchou V., Govers F., Sanson A., Barre A., Rougé P., Pont-Lezica R., Canut H.* Lectin receptor kinases participate in protein-protein interactions to mediate plasma membrane-cell wall adhesions in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2006. V. 140. P. 81. <https://doi.org/10.1104/pp.105.066464>
98. *Hwang I.S., Hwang B.K.* The pepper mannose-binding lectin gene CaMBL1 is required to regulate cell death and defense responses to microbial pathogens // *Plant Physiol.* 2011. V. 155. P. 447. <https://doi.org/10.1104/pp.110.164848>
99. *Luo X., Wu W., Liang Y., Xu N., Wang Z., Zou H., Liu J.* Tyrosine phosphorylation of the lectin receptor-like kinase LORE regulates plant immunity // *EMBO J.* 2020. V. 39. P. e102856. <https://doi.org/10.15252/embj.2019102856>
100. *Labbé J., Muchero W., Czarnecki O., Wang J., Wang X., Bryan A.C., Zheng K., Yongil Y., Xie M., Zhang J., Wang D., Meidl P., Wang H., Morrell-Falvey J.L., Cope K.R. et al.* Mediation of plant-mycorrhizal interaction by a lectin receptor-like kinase // *Nat. Plants.* 2019. V. 5. P. 676. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0469-x>
101. *Catanzariti A.M., Lim G.T.T., Jones D.A.* The tomato I-3 gene: a novel gene for resistance to *Fusarium* wilt disease // *New Phytol.* 2015. V. 207. P. 106. <https://doi.org/10.1111/nph.13348>
102. *Nasrallah J.B., Nasrallah M.E.* S-locus receptor kinase signalling // *Biochem. Soc. Trans.* 2014. V. 42. P. 313. <https://doi.org/10.1042/BST20130222>
103. *Ma R., Han Z., Hu Z., Lin G., Gong X., Zhang H., Nasrallah J.B., Chai J.* Structural basis for specific self-incompatibility response in Brassica // *Cell Res.* 2016. V. 26. P. 1320. <https://doi.org/10.1038/cr.2016.129>
104. *Deb S., Sankaranarayanan S., Wewala G., Widdup E., Samuel M.A.* The S-domain receptor kinase *Arabidopsis* receptor kinase2 and the U box/armadillo repeat-containing E3 ubiquitin ligase9 module mediates lateral root development under phosphate starvation in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2014. V. 165. P. 1647. <https://doi.org/10.1104/pp.114.244376>
105. *Feng W., Kita D., Peaucelle A., Cartwright H.N., Doan V., Duan Q., Liu M., Maman J., Leonie S., Schmitz-Thom I., Yvon R., Kudla J., Wu H., Cheung A.Y., Dinnyen J.R.* The FERONIA receptor kinase maintains cell-wall integrity during salt stress through Ca²⁺ signaling // *Curr. Biol.* 2018. V. 28. P. 666. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.023>
106. *Ge Z., Dresselhaus T., Qu L.J.* How CrRLK1L receptor complexes perceive RALF signals // *Trends Plant Sci.* 2019. V. 24. P. 978. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.09.002>
107. *Franck C.M., Westermann J., Boisson-Dernier A.* Plant malectin-like receptor kinases: from cell wall integrity to immunity and beyond // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2018. V. 69. P. 301. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040557>
108. *Ortiz-Moreno F.A., Liu J., Shan L., He P.* Malectin-like receptor kinases as protector deities in plant immunity // *Nat. Plants.* 2022. V. 8. P. 27. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-01028-3>
109. *Tang W., Lin W., Zhou X., Guo J., Dang X., Li B., Lin D., Yang Z.* Mechano-transduction via the pectin-FERONIA complex activates ROP6 GTPase signaling in *Arabidopsis* pavement cell morphogenesis // *Curr. Biol.* 2022. V. 32. P. 508. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.11.031>
110. *Zhang R., Shi P.T., Zhou M., Liu H.Z., Xu X.J., Liu W.T., Chen K.M.* Rapid alkalization factor: function, regulation, and potential applications in agriculture // *Stress Biol.* 2023. V. 3. P. 16. <https://doi.org/10.1007/s44154-023-00093-2>
111. *Haruta M., Sabat G., Stecker K., Minkoff B.B., Sussman M.R.* A peptide hormone and its receptor protein kinase regulate plant cell expansion // *Sci.* 2014. V. 343. P. 408. <https://doi.org/10.1126/science.1244454>
112. *Gonneau M., Desprez T., Martin M., Doblas V.G., Bacete L., Miart F., Sormani R., Hematy K., Renou J., Landrein B., Murphy E., Van De Cotte B., Vernhettes S., De Smet I., Höfte H.* Receptor kinase THESEUS1 is a rapid alkalization factor 34 receptor in *Arabidopsis* // *Curr. Biol.* 2018. V. 28. P. 2452. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.05.075>
113. *Hématy K., Sado P.E., Van Tuinen A., Rochange S., Desnos T., Balzergue S., Pelletier S., Renou J., Höfte H.* A receptor-like kinase mediates the response of *Arabidopsis* cells to the inhibition of cellulose synthesis // *Curr. Biol.* 2007. V. 17. P. 922. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.018>
114. *Guo H., Li L., Ye H., Yu X., Algreen A., Yin Y.* Three related receptor-like kinases are required for optimal cell elongation in *Arabidopsis thaliana* // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2009. V. 106. P. 7648. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812346106>
115. *Schoenaers S., Balcerowicz D., Breen G., Hill K., Zdanio M., Mouille G., Holman T.J., Oh J., Wilson M.H., Nikonorova N., Dai Vu L., De Smet I., Swarup R., De Vos W.H., Pintelon I. et al.* The auxin-regulated CrRLK1L kinase ERULUS controls cell wall composition during root hair tip growth // *Curr. Biol.* 2018. V. 28. P. 722. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.050>
116. *Ge Z., Bergonci T., Zhao Y., Zou Y., Du S., Liu M.C., Luo X., Ruan H., García-Valencia L.E., Zhong S., Hou S., Huang Q., Lai L., Moura D.S., Gu H. et al.* *Arabidopsis* pollen tube integrity and sperm release are

- regulated by RALF-mediated signaling // *Sci.* 2017. V. 358. P. 1596.
<https://doi.org/10.1126/science.aao3642>
117. Gao S., Li C. CrRLK1L receptor kinases-regulated pollen-pistil interactions // *Reproduction and Breeding*. 2022. V. 2. P. 113.
<https://doi.org/10.1016/j.repbre.2022.11.002>
118. Liang X., Zhou J.M. The secret of fertilization in flowering plants unveiled // *Sci. Bull.* 2018. V. 63. P. 408.
<https://doi.org/10.1016/j.scib.2018.02.010>
119. Zhong S., Li L., Wang Z., Ge Z., Li Q., Bleckmann A., Wang J., Song Z., Shi Y., Liu T., Li L., Zhou H., Wang Y., Zhang L., Wu H. et al. RALF peptide signaling controls the polytubey block in *Arabidopsis* // *Sci.* 2022. V. 375. P. 290.
<https://doi.org/10.1126/science.abl4683>
120. Hou Y., Guo X., Cyprys P., Zhang Y., Bleckmann A., Cai L., Huang Q., Luo Y., Gu H., Dresselhaus T., Dong J., Qu L.J. Maternal ENODLs are required for pollen tube reception in *Arabidopsis* // *Curr. Biol.* 2016. V. 26. P. 2343.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.053>