
... ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА РЕГУЛЯЦІЯ РОСТУ ТА РОЗВИТКУ РОСЛИН ... PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CONTROL OF PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT ...

УДК: 582.751.4:54-145.55:591.133.11

Биологическая активность лектиноподобных белков генеративных органов гомо- и гетеростильных видов рода *Linum L.*

А.Н. Левчук, В.А. Лях

*Запорожский национальный университет (Запорожье, Украина)
anna.levchuck@yandex.ua*

Исследовали уровень биологической активности лектиноподобных белков (ЛПБ) генеративных органов 3-х гетеростильных и 3-х гомостильных видов льна. Выявлены различия в уровне лектиновой активности и углеводной специфичности между гомо- и гетеростильными видами, а также длинно- и короткостолбчиковыми формами цветков гетеростильных видов. Установлено, что в генеративных органах гомостильных видов присутствуют менее активные ЛПБ по сравнению с гетеростильными видами, а длинностолбчиковые формы цветков последних характеризуются более высоким уровнем лектиновой активности по сравнению с короткостолбчиковыми. Выявлено, что наиболее активными являются ЛПБ пыльника и рыльца, а наименее активными – ЛПБ завязи. Обнаружено, что ЛПБ разных частей генеративных органов одного вида имеют одинаковую углеводную специфичность. Все ЛПБ являются маннозоспецифичными, а белки гомостильных видов и короткостолбчиковые формы гетеростильных – способны ещё распознавать галактозу.

Ключевые слова: лён (*Linum L.*), гетеростилия, активность лектиноподобных белков, углеводная специфичность, андроцей, гинецей.

Біологічна активність лектиноподібних білків генеративних органів гомо- та гетеростильних видів роду *Linum L.*

А.М. Левчук, В.А. Лях

Досліджували рівень активності і вуглеводну специфічність лектиноподібних білків (ЛПБ) генеративних органів 3-х гетеростильних і 3-х гомостильних видів льону. Виявлено відмінності за рівнем лектинової активності та вуглеводної специфічності між гомо- та гетеростильними видами, а також довго- та короткостовпчиковими формами квіток у гетеростильних видів. Встановлено, що у генеративних органах гомостильних видів присутні менш активні ЛПБ порівняно з гетеростильними видами, а довгостовпчикові форми квіток характеризуються більш високим рівнем лектинової активності порівняно з короткостовпчиковими. Виявлено, що найбільш активними є ЛПБ пильяку і приймочки, а найменш активними – ЛПБ зав'язі. Виявлено, що ЛПБ різних частин генеративних органів одного виду мають однакову вуглеводну специфічність. Всі ЛПБ є манозоспецифічними, а білки гомостильних видів і короткостовпчикових форм гетеростильних – здатні ще розпізнавати галактозу.

Ключові слова: льон (*Linum L.*), гетеростилія, активність лектиноподібних білків, вуглеводна специфічність, андроцей, гинецей.

Biological activity of lectin-like proteins in generative organs of homo- and heterostyled species of genus *Linum L.*

A.M. Levchuk and V.A. Lyakh

The level of biological activity of lectin-like proteins (LLP) in the generative organs of three homostyly and three heterostyly speceis of flax were investigated. The differences in the level of lectin activity and carbohydrate specificity between homo- and heterostyly species, as well as long- and shot-styly flowers in heterostyly species were founded. It was established that in the generative organs of homostyly species compared with heterostyly species less active LLP were presented. It was shown that long-styly flowers are characterized by a high level of lectin activity compared with shot-styly flowers. It was revealed that the anther and stigma LLP were the most

active and ovary LLP – the least active. It was found that the different parts of the LLP in generative organs of same species had the identical carbohydrate specificity. All LLP were mannospecific and proteins of homostyly species and shot-styly flowers of heterostyly species were able still recognize to galactose.

Key words: flax (*Linum L.*), heterostyly, activity of lectin-like proteins, carbohydrate specificity, androecium, gynoecium.

Введение

Одним из естественных приспособлений к перекрёстному опылению является наличие гетеростилии – разностолбчиковости у разных экземпляров растений одного вида. При этом свободное опыление происходит только у разностолбчиковых форм. Например, рыльца длинностолбчиковых цветков распознают и дают прорасти пыльце короткостолбчиковых (Pandey, 2006). Такое явление называют самонесовместимостью.

Род *Linum L.* (Лён) включает в себя более 200 видов, среди которых есть представители как однолетних видов, так и многолетних. Виды этого рода распространены по всему земному шару. Род *Linum L.* представлен как древесными и кустарниковыми формами, так и травянистыми растениями (Лях, Сорока, 2008; Оптасюк, Шевера, 2011). Последние наиболее распространены и представлены однолетними и многолетними видами.

Особого внимания при этом заслуживают многолетние виды данного рода, многим из которых свойственна диморфная гетеростилия (Синская, 1988; Оптасюк, Шевера, 2011). Впервые она была замечена у льна многолетнего (*L. perenne*). Было доказано, что гетеростильные виды льна характеризуются самонесовместимостью – оплодотворение происходит при попадании на рыльце длинностолбчикового цветка пыльцы короткостолбчикового и, наоборот. При попадании на рыльце пыльцы одноименного цветка оплодотворение чаще не происходит либо же результаты скрещивания являются ненормальными и устраняются в ходе естественного отбора (Тахтаджян, 1974).

Установлено, что непосредственное участие в процессе опыления и распознавания пыльцы пестиком принимают лектины – белки или гликопротеины, способные распознавать и обратимо связывать углеводы клеточных поверхностей. При попадании пыльцевого зерна на рыльце проходит процесс двойного распознавания: между лектинами пыльцевого зерна и углеводами сахаристых выделений рыльца, а также между лектинами рыльца и углеводами клеточных поверхностей пыльцевого зерна (Линевич, 1979). Обнаружено, что главную роль в реакциях распознавания со стороны мужского гаметофита при внутри- и межвидовых скрещиваниях играют белки (антигены) пыльцы, которые быстро высвобождаются из клеточной стенки пыльцевого зерна при прорастании. Впоследствии было доказано, что эти небольшие протеиновые молекулы, которые имеют очень высокую биологическую активность и проявляют ее при очень низких концентрациях, – и есть лектины (Голынская, Башкирова и др., 1976; Ковалёва, 1999). Установлено повышение лектиновой активности пестиков петунии при совместимом опылении, а также ее снижение при несовместимом опылении (Ковалёва, 1999). Кроме того, при исследовании около 100 видов цветковых растений, в пестиках, пыльниках и пыльце многих из них были обнаружены белки, проявляющие гемагглютинирующую активность. Исключение составили лишь некоторые самоопыляющиеся растения (Лазарева, 2009). Многими исследователями было выявлено стимулирующее действие лектинов на прорастание пыльцы и интенсивность роста пыльцевых трубок как в условиях *in vitro* (Southworth, 1975), так и в условиях *in vivo* (Costa et al., 2013).

Основываясь на вышеизложенном, можно предположить, что на физиолого-биохимическом уровне процессы опыления и оплодотворения у само- и перекрёстно-опыляемых растений контролируются лектинами генеративных органов.

Целью данной работы было установить уровень биологической активности лектиноподобных белков разных частей генеративных органов гомостильных и гетеростильных видов льна.

Объекты и методы исследований

Объектом исследования были три гомостильных (*L. angustifolium L.*, *L. bienne L.* и *L. usitatissimum L.* и три гетеростильных (*L. perenne*, *L. narbonense* и *L. thracicum*) вида льна. У гетеростильных видов отдельно анализировали длинно- и короткостолбчиковые формы цветков.

Исследования проводились на опытном участке кафедры садово-паркового хозяйства и генетики растений Запорожского национального университета. Сбор цветков проводился в период их раскрытия утром (в 8–9 часов). В лабораторных условиях из цветков осторожно удаляли лепестки и

чашелистики, оставляя лишь генеративную часть. В каждом варианте использовали по 20–30 цветков. В дальнейшем, с помощью пинцета генеративную часть цветка разделяли отдельно на андроцей и гинецей. Из андрогцея отдельно выделяли пыльники и тычиночные нити, а из гинецея – рыльца, столбики и завязи. Из этих частей отдельно экстрагировали растворимые лектиноподобные белки, используя разработанную нами методику (Левчук та ін., 2013).

Навеску растительного материала (0,05 г) гомогенизировали с 8 мл калий-фосфатного буферного раствора (рН 6,8). Для отделения клеточных стенок отжимали полученную суспензию через два слоя льняной ткани. Для извлечения органелл оставшуюся после отделения клеточных стенок суспензию центрифугировали при 10 000 g в течение 15 минут: осадок при этом содержал ядра, митохондрии, пластиды, а супернатант – преимущественно цитозоль и вакуолярный сок. Из полученного раствора лектиноподобные белки концентрировали путём высаливания 70% сульфатом аммония, а осадок разводили в 0,4 мл 0,9% раствора хлорида натрия. Полученный раствор лектиноподобных белков дополнительно очищали путём осаждения при 60% насыщении ацетона (2 части ацетона на 1 часть раствора лектина). Лектины являются устойчивыми к такой высокой концентрации ацетона, и при растворении осадка в физиологическом растворе восстанавливают свою исходную структуру. Остальные белки при такой концентрации окончательно денатурируют (Луцик, Антонюк, 1982).

Активность лектинов определяли с помощью реакции гемагглютинации с 2% суспензией эритроцитов кролика с учетом концентрации белка (Антонюк, 2005). Концентрацию белка определяли спектрофотометрически по методу Варбурга-Кристиана (Dason et al., 1991). При анализе лектиновую активность (ЛА) (мкг/мл) выражали как удельную лектиновую активность – отношение титра агглютинации к количеству белка. Углеводную специфичность определяли с помощью реакции угнетения гемагглютинации отдельными углеводами (Луцик, Антонюк, 1982). Исследования проводились в пятикратной повторности, результаты обрабатывались с помощью стандартных статистических методов (Лакин, 1990).

Результаты

В результате исследований выявлено, что генеративные органы гетеростильных видов характеризовались более высоким уровнем лектиновой активности по сравнению с гомостильными видами (табл. 1).

Так, для гомостильных видов уровень гемагглютинирующей активности лектиноподобных белков генеративных органов колебался от 0,0039 единиц активности в тычиночных нитях *L. angustifolium* до 0,093 единиц активности в рыльцах *L. bienne*. У гетеростильных видов этот показатель варьировал от 1,38 единиц активности в завязях короткостолбчатых цветков *L. thracicum* до 5968,96 единиц активности в рыльцах длинностолбчатых цветков того же вида.

Кроме того, у гетеростильных видов наблюдалась зависимость лектиновой активности от формы цветка. У длинностолбчатых форм она, в среднем, в 2–10 раз выше, чем у короткостолбчатых. Например, у *L. perenne* активность лектиноподобных белков пыльника короткостолбчатых цветков более чем в три раза ниже по сравнению с длинностолбчатыми цветками, приблизительно в два раза – у *L. narbonense* и почти в четыре раза – у *L. thracicum*. Подобная закономерность наблюдалась во всех частях генеративных органов, однако наибольшие различия по уровню лектиновой активности между длинно- и короткостолбчатыми цветками наблюдались в рыльцах и завязях – до 20 и 25 раз соответственно.

Среди исследуемых генотипов наибольшим различием по уровню лектиновой активности в генеративных органах длинно- и короткостолбчатых цветков характеризовался вид *L. thracicum*, у которого эти различия колеблются от 3,5 до 25 раз. Наименьшие варьирования лектиновой активности имел вид *L. narbonense* (от 1,5 до 3 раз). Диапазон изменения уровня лектиновой активности в генеративных органах длинно- и короткостолбчатых цветков вида *L. perenne* составлял 3–10 раз.

При сравнении гомостильных видов следует отметить, что генеративные органы вида *L. angustifolium* характеризовались самой низкой активностью лектиноподобных белков, а *L. bienne* имели наибольшие показатели лектиновой активности среди исследуемых гомостильных видов (табл. 1).

Таблица 1.

Удельная лектиновая активность растворимых лектиноподобных белков генеративных органов льна

№ п/п	Вид льна	Форма цветка	Орган выделения				
			андроцей		гинецей		
			пыльник	тыч. нить	рыльце	столбик	завязь
гомостильные виды							
1.	<i>L. angustifolium</i>	гомостильные	0,0086 ± 0,0005	0,0039 ± 0,0007 ^{###}	0,023 ± 0,001 ^{###}	0,014 ± 0,002 ^{###}	0,009 ± 0,0004 ^{###}
2.	<i>L. bienne</i>		0,019 ± 0,002	0,016 ± 0,002 [#]	0,093 ± 0,009 ^{###}	0,055 ± 0,001 ^{###}	0,026 ± 0,004 ^{##}
3.	<i>L. usitatissimum</i>		0,021 ± 0,004	0,011 ± 0,003 ^{###}	0,035 ± 0,005 ^{##}	0,031 ± 0,006 ^{##}	0,015 ± 0,001 [#]
гетеростильные виды							
4.	<i>L. perenne</i>	коротко- столбиковые	6,89 ± 0,20	5,67 ± 0,23 [#]	32,58 ± 3,73 ^{##}	3,70 ± 0,41 [#]	1,63 ± 0,13 ^{##}
5.		длинно- столбиковые	21,88 ^{***} ± 2,76	15,92 ± 2,03 ^{*,#}	81,92 ± 3,96 ^{***,###}	31,66 ^{***,#} ± 5,01	9,09 ^{***,##} ± 2,30
6.	<i>L. narbonense</i>	коротко- столбиковые	34,49 ± 0,63	6,30 ± 0,12 ^{###}	254,66 ± 10,76 ^{###}	38,60 ± 0,13	20,09 ± 1,72 ^{##}
7.		длинно- столбиковые	72,02 ^{***} ± 6,28	17,87 ± 1,49 ^{***,###}	945,21 ± 78,80 ^{***,###}	59,04 ^{***,#} ± 1,66	38,79 ± 3,75 ^{***,##}
8.	<i>L. thracicum</i>	коротко- столбиковые	319,62 ± 33,32	7,02 ± 0,76 ^{###}	228,15 ± 24,22	58,41 ± 2,35 ^{###}	1,38 ± 0,078 ^{###}
9.		длинно- столбиковые	1306,46 ± 242,07 ^{***}	25,44 ± 3,99 ^{***,###}	5968,96 ± 728,88 ^{***,###}	562,12 ± 75,72 ^{***,###}	50,20 ± 4,42 ^{***,###}

Примечание:

^{###} ^{##} [#] – отличия от пыльцы существенны при P ≤ 0,05, 0,01 и 0,001 соответственно;
^{*} ^{**} ^{***} – отличия между длинно- и короткостолбиковыми формами цветков у гетеростильных видов
 существенны при P ≤ 0,05, 0,01 и 0,001 соответственно.

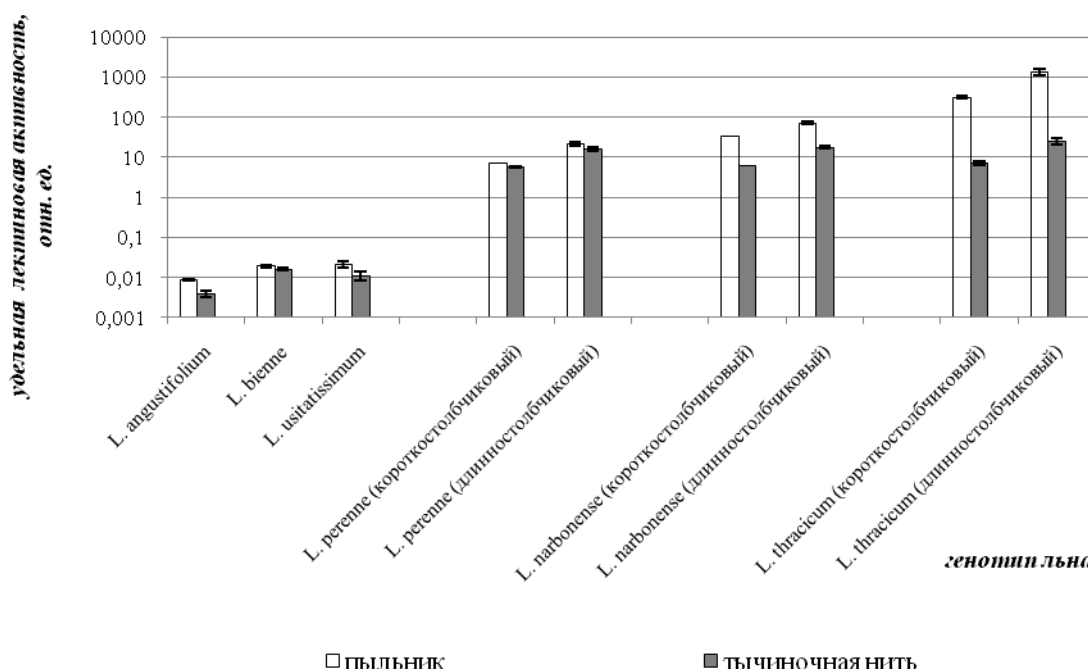


Рис. 1. Удельная лектиновая активность лектиноподобных белков, выделенных из частей андроцея различных видов льна

Обнаружено, что независимо от вида и формы цветка наибольшей активностью обладали лектиноподобные белки рыльца, а в некоторых случаях такую же активность имели и лектиноподобные белки пыльника (короткостолбчатые цветки *L. thracicum*). Наименьшую активность при этом имели лектиноподобные белки тычиночной нити (все гомостильные виды, обе формы цветков *L. narbonense* и длинностолбчатые цветки *L. thracicum*) или завязи (обе формы цветков *L. perenne* и короткостолбчатые цветки *L. thracicum*).

В целом активность лектиноподобных белков в андроцею оказалась несколько ниже, чем в гинецею. При анализе активности лектиноподобных белков андроцею было выявлено, что во всех вариантах более активными оказались лектиноподобные белки пыльников по сравнению с этими белками тычиночных нитей (рис. 1). Уровень этих изменений зависел от генотипа и составил от 20% для *L. bienne* и обеих форм цветков *L. perenne* до 45–50 раз для цветков *L. thracicum*. Разница в уровне лектиновой активности пыльников и тычиночных нитей для *L. narbonense* составила 4–5 раз, а для *L. angustifolium* и *L. usitatissimum* – 2–2,5 раза.

При сравнении уровня активности лектиноподобных белков в пределах гинецею было выявлено, что наибольшей лектиновой активностью, вне зависимости от генотипа, обладали рыльца, а наименьшей – завязи (рис. 2).

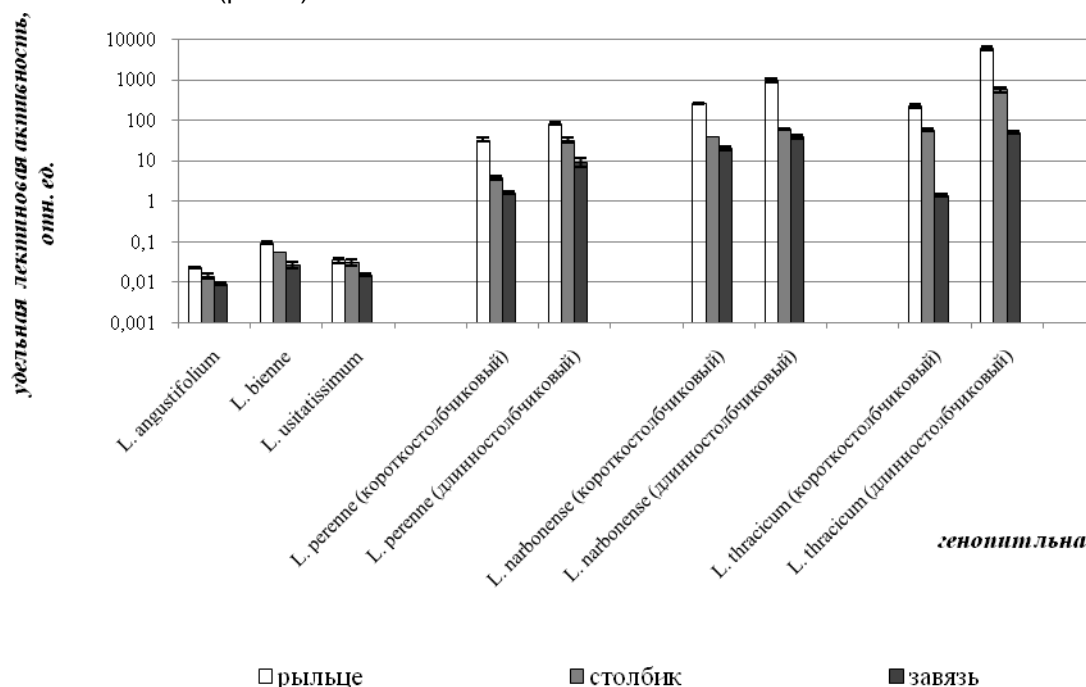


Рис. 2. Удельная лектиновая активность лектиноподобных белков, выделенных из частей гинецею различных видов льна

Однако уровень изменений лектиновой активности в пределах пестика зависел от генотипа и формы цветка. Так, у гомостильных видов *L. angustifolium* и *L. bienne* уровень активности лектиноподобных белков при транспорте по пути «рыльце-столбик-завязь» на каждом этапе уменьшалось в 2 раза, т.е. активность лектиноподобных белков столбика составила 50% от активности этих белков в рыльце. Активность ЛПБ в завязи была в два раза меньше, чем в столбике. У *L. usitatissimum* активность лектиноподобных белков в рыльце и в столбике одинакова, а в завязи она снижалась в 2 раза (рис. 2).

У гетеростильных видов наблюдаются более существенные изменения лектиновой активности в пределах гинецею – от 1,5 до 30 раз, но, в большинстве, случаев наиболее существенное снижение активности наблюдалось при переходе от рыльца к столбику – в 5–15 раз. Исключение составляют только длинностолбчатые цветки *L. perenne*, у которых наблюдалось увеличение этого показателя только в 3 раза. Изменение лектиновой активности при переходе от столбика к завязи менее

однородны и зависели, в первую очередь, от генотипа. Так, у гинецея *L. perenne* они составили порядка 3 раз, у *L. narbonense* – 1,5 раз, а у *L. thracicum* – от 10 до 30 раз.

В связи с тем, что лектиноподобные белки являются биологически активными веществами, которые реализуют свою активность через связывание с определёнными углеводами, их характеризуют не только по количественному показателю – лектиновой активности, но и по качественному – углеводной специфичности – набору углеводов, которые может распознавать данный лектиноподобный белок (Антонюк, 2005).

При анализе углеводной специфичности обнаружено, что лектиноподобные белки, выделенные из разных частей генеративных органов (андроцея и гинецея), обладают одинаковым спектром углеводной специфичности.

Выявлено, что лектиноподобные белки всех исследуемых видов проявляли способность связывать маннозу. Обнаружена также зависимость углеводной специфичности от типа строения цветка (гомо- или гетеростильные). Лектиноподобные белки гомостильных видов распознавали и связывали лактозу и галактозу, а гетеростильных – ксилозу (табл. 2).

Обнаружены также различия в спектре углеводной специфичности у коротко- и длинностолбчатых цветков гетеростильных видов, короткостолбчатые цветки которых, в отличие от длинностолбчатых, проявляют способность связывать галактозу (табл. 2).

Таблица 2.

Углеводная специфичность растворимых лектиноподобных белков генеративных органов льна

№ п/п	Вид льна	Форма цветка	Углеводы							
			гал	глю	ман	кси	ара	сах	лакт	гл А
гомостильные виды										
1.	<i>L. angustifolium</i>	гомостильные	+	+	+				+	+
2.	<i>L. bienne</i>		+		+		+		+	
3.	<i>L. usitatissimum</i>		+		+		+		+	
гетеростильные виды										
4.	<i>L. perenne</i>	короткостолбчатые	+	+	+	+	+			
5.		длинностолбчатые		+	+	+	+			
6.	<i>L. narbonense</i>	короткостолбчатые	+		+	+				+
7.		длинностолбчатые			+	+				+
8.	<i>L. thracicum</i>	короткостолбчатые	+		+	+				
9.		длинностолбчатые			+	+				

Примечание:

«+» - угнетение реакции гемагглютинации данным углеводом.

Для тестирования углеводной специфичности были использованы растворы следующих углеводов в концентрации 0,6 М:

гал – галактоза;

глю – глюкоза;

ман – манноза;

кси – ксилоза;

ара – арабиноза;

сах – сахароза;

лакт – лактоза;

гл А - глюкозамин

Кроме того, спектр углеводной специфичности лектиноподобных белков андроцея и гинецея зависели и от видовой принадлежности и не зависели от формы цветков (для гетеростильных видов). Так, у *L. angustifolium* и *L. perenne* наблюдается способность распознавать глюкозу, у *L. bienne*, *L. usitatissimum* и *L. perenne* – арабинозу, а у *L. angustifolium* и *L. narbonense* – глюкозамин (табл. 2).

Обсуждение результатов

В результате проведённых исследований выявлено, что генеративные органы гетеростильных видов льна характеризуются более высокой лектиновой активностью, чем у гомостильных видов. Последние при этом имеют незначительный уровень лектиновой активности. Эти данные нашли подтверждение в исследованиях других авторов (Лазарева 2009; Голынская, 1979), которыми было установлено, что активность лектинов генеративных органов у перекрёстно-опыляемых растений намного выше, чем у самоопыляемых. У некоторых самоопыляемых растений лектиновой активности в генеративных органах вообще обнаружено не было.

Кроме того, в пределах каждого из гетеростильных видов была обнаружена разница в уровне лектиновой активности генеративных структур между разными формами цветка в пользу длинностолбчатых. Таким образом, по уровню лектиновой активности к гомостильным видам намного ближе генеративные органы короткостолбчатых цветков гетеростильных видов. Интересно отметить, что аналогичная закономерность была обнаружена для поверхности экзины пыльцевых зёрен многолетних гетеростильных видов льна. По этому признаку пыльцевые зёрна последних различаются у разных форм цветков этих видов, причём у короткостолбчатых цветков этот показатель не отличается от гомостильных видов (Тахтаджян, 1974). Однако при исследовании уровня активности лектинов гетеростильного вида *Primula obconica* (Голынская, 1979) было выявлено, что более высокой активностью обладают лектины короткостолбчатых цветков. Этот факт несоответствия с полученными нами результатами мы объясняем тем, что примула и лён относятся к растениям с разным типом регуляции самонесовместимости. Так, у коротко- и длинностолбчатых цветков примулы пыльцевые зёрна и поверхность рыльца различаются размером и формой, причём у длинностолбчатых пыльца мельче, а папиллы на рыльце крупнее, чем у короткостолбчатых. У гомостильных особей примулы наблюдаются крупные пыльцевые зёрна и крупные папиллы на рыльце (Тахтаджян, 1981). У льна многолетнего длинно- и короткостолбчатые особи различаются только поверхностью экзины пыльцевых зёрен, причём у короткостолбчатых форм она такая же, как и у гомостильных самоопыляющихся видов (Тахтаджян, 1974).

В результате данного исследования было также обнаружено, что, независимо от вида льна и формы цветка, гемагглютинирующая активность лектиноподобных белков в гинецее значительно выше, чем в андроцее. Аналогичные результаты были получены на растениях петунии и лука (Ковалёва и др., 1999).

Нами выявлено, что по спектру углеводной специфичности лектиноподобные белки всех исследуемых частей андроцея и гинецея в пределах одного вида или формы (для гетеростильных видов) являются идентичными. Известно также, что в одном органе могут присутствовать несколько изоформ лектинов, однако в этом случае они различаются по спектру углеводной специфичности (Антонюк, 2005). Учитывая вышесказанное, мы предполагаем, что по генеративным органам гомо- и гетеростильных видов льна циркулирует один и тот же лектиноподобный белок.

Таким образом, полученные результаты подтверждают, что существует зависимость между типом строения цветка (гомо- или гетеростильный вид) и биологической активностью лектиноподобных белков генеративных органов. Это предполагает возможность участия лектинов генеративных органов в процессах регуляции опыления у гетеростильных видов льна.

Выводы

1. Во всех частях генеративных органов гетеростильных видов льна, по сравнению с гомостильными, выявлена более высокая лектиновая активность. При этом наибольшей активностью обладали рыльца по сравнению со столбиками, завязями, пыльниками и тычиночными нитями.
2. Выявлена существенная разница по уровню лектиновой активности между коротко- и длинностолбчатыми цветками гетеростильных видов в пользу последних.
3. Установлено, что лектиноподобные белки всех частей андроцея и гинецея в пределах одного вида характеризуются одинаковым спектром углеводной специфичности.
4. Показано, что лектиноподобные белки гомо- и гетеростильных видов льна проявляют способность связывать маннозу, гомостильных и короткостолбчатых цветков гетеростильных – галактозу, гомостильных – лактозу, а гетеростильных – ксилозу.

Список литературы

- Антонюк В.О. Лектини та їх сировинні джерела. – Львів, 2005. – 554 с. / Antonjuk V.O. Lektini ta jih sirovinni dzherela. – L'viv, 2005. – 554 s.
- Голынская Е.Л. Специфическое взаимодействие лектинов пестиков линий и гибридов кукурузы с простыми сахарами // Физиология растений. – 1985. – Т. 32, № 4. – С. 786–793. / Golynskaja E.L. Specificeskoe vzaimodejstvie lektinov pestikov linij i gibridov kukuruzy s prostymi saharami // Fiziologija rastenij. – 1985. – Т. 32, № 4. – С. 786 – 793.
- Голынская Е.Л. Фитогемагглютинины генеративных органов растений и их возможное участие в реакции распознавания при взаимодействии пыльцы и пестика // Молекулярная биология. – 1979. – Т. 23. – С. 34–43. / Golynskaja E.L. Fitogemagglutiny generativnyh organov rastenij i jih vozmozhnoe uchastie v reakcii raspoznavanija pri vzaimodejstvii pyl'cy i pestika // Molekuljarnaja biologija. – 1979. – Т. 23. – С. 34–43.

- Гольнская Е.Л., Башкирова Н.В., Томчук Н.Н. Фитогемагглютинины пестика примулы как возможные белки генеративной несовместимости // Физиология растений. – 1976. – Т. 23, № 1., – С. 88–97. / Golynskaja E.L., Bashkirova N.V., Tomchuk N.N. Fitogemagglutiniyny pestika primuly kak vozmozhnye belki generativnoj nesovmestivosti // Fiziologija rastenij. – 1976. – Т. 23, № 1. – С. 88–97.
- Тахтаджян А.Л. Жизнь растений: в 6-ти т. – М.: Просвещение, 1974. – Т. 5.2. – С. 270–274. / Zhizn' rastenij: v 6-ti t. / [pod red. A. L. Tahtadzhjana, gl. red. chl.-kor. AN SSSR, prof. A. A. Fedorov]. — М.: Prosveshhenie, 1974. –Т. 5.2. – С. 270–274
- Тахтаджян А.Л. Жизнь растений: в 6-ти т. – М.: Просвещение, 1974. – Т. 5.2. – С. 113–115. / Zhizn' rastenij: v 6-ti t. / [pod red. A. L. Tahtadzhjana]. — М.: Prosveshhenie, 1981. – Т. 5.2. – С. 113–115
- Ковалёва Л.В. Спорофитно-гаметофитные взаимодействия в системе пыльца – пестик. 1. Лектины клеточных стенок // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 1. – С. 98–101. / Kovaljova L.V. Sporofitno-gametofitnye vzaimodejstviya v sisteme pyl'ca – pestik. 1. Lektiny kletochnyh stenok // Fiziologija rastenij. – 1999. – Т. 46, № 1. – С. 98–101.
- Комарова Э.М., Выхребенцева Э.И., Трунова Т.И. Изменение лектиновой активности меристемы узла кушения озимой пшеницы при закаливании к морозу // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 4. – С. 612–615. / Komarova Je.M., Vyskrebenceva Je.I., Trunova T.I. Izmenenie lektinovoij aktivnosti meristemy uzla kushhenija ozimoi pshenicy pri zakalivanii k morozu // Fiziologija rastenij. – 1995. – Т. 42, № 4. – С. 612–615.
- Лазарева Е.А. Лектины оболочки пыльцевого зерна *Nicotiana tabacum* L. и их роль в активации прорастания: автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук: спец. 03.00.12 “Физиология и биохимия растений”. – Москва, 2009. – 24 с. / Lazareva E.A. Lektiny obolochki pyl'cevogo zerna *Nicotiana tabacum* L. i ih rol' v aktivacii prorastanija: avtoref. dis. na soiskanie uchenoi stepeni kand. biol. nauk: spec. 03.00.12 “Fiziologija i biokhimiya rastenij”. – Moskva, 2009. – 24 s.
- Лакин Г.Ф. Биометрия – М.: Высшая школа, 1990. – 351 с. / Lakin G.F. Biometrija – М.: Vysshaja shkola, 1990. – 351 s.
- Линевич Л.И. Лектины и углевод-белковое узнавание на разных уровнях организации живого // Успехи биологической химии. – 1979. – Т. 20. – С. 71–89. / Linevich L.I. Lektiny i uglevod-belkovoe uznvanie na raznyh urovnjah organizacii zhivogo // Uspexi biologicheskoj himii. – 1979. – Т. 20. – С. 71–89.
- Луцик М.Д., Панасюк В.М., Луцик А.Д. Лектины. – Львов: Вища школа, 1981. – 156 с. / Lucik M.D., Panasjuk V.M., Lucik A.D. Lektiny. – L'vov: Vishha shkola, 1981. – 156 s.
- Лях В.А., Сорока А.И. Ботанические и цитогенетические особенности видов рода *Linum* L. и биотехнологические пути работы с ними: монография. – Запорожье: Запорожский национальный университет, 2008. – 182 с. / Ljah V.A., Soroka A.I. Botanicheskie i citogeneticheskie osobennosti vidov roda *Linum* L. i biotehnologicheskie puti raboty s nimi: monografija. – Zaporozh'e: Zaporozhskij nacional'nyj universitet, 2008. – 182 s.
- Оптасюк О.М., Шевера М.В. Рід *Linum* L. у флорі України. – Відп. ред. В.В. Протопопова. – Київ: Альтерпрес, 2011. – 276 с. / Optasjuk O.M., Shevera M.V. Rid *Linum* L. u flori Ukrainy. – Vidp. red. V.V. Protopopova. – Kijiv: Al'terpres, 2011. – 276 s.
- Пат. 1031453 Україна, МПК⁷ С 07 К 3/02, С 07 К 3/28 / Левчук Г.М., Войтович О.М., Лях В.О. Спосіб виділення лектиноподібних білків рослин (заявник та патентовласник Запорізький національний університет). - № а 2013 00453; заявл. 14.01.13; опубл. 27.01.14., бюл. № 2. /Pat. 1031453 Ukrajin, MPK⁷ S 07 K 3/02, S 07 K 3/28 / Levchuk G.M., Vojtovich O.M., Ljah V.O. Sposib vidilennja lektinopodobnih bilkiv roslin (zajavnik ta patentovlasnik Zaporiz'kij nacional'nij universitet). - № а 2013 00453; zajavl. 14.01.13; opubl. 27.01.14, Bjul. № 2.
- Синская Е.Н. Биология развития и физиологии льна. – М.: Агропромиздат, 1988. – 147 с. / Sinskaja E.N. Biologija razvitija i fiziologii l'na. – М.: Agropromizdat, 1988. – 147 s.
- Ямалева А.А. Лектины посевной и дикорастущей гречихи в исследовании исходного селекционного материала и действия биорегулятора гуми // Информационный вестник ВОГиС: – №18. – 2002. – С. 35–42. / Jamaleeva A.A. Lektiny posevnoj i dikorastushhej grechihi v issledovanii ishodnogo selekcionnogo materiala i dejstviya bioreguljatora gumi // Informacionnyj vestnik VOGiS: – №18. – 2002. – С. 35–42.
- Costa M., Nobre M.S., Becker J.D. et al. Expression-based and co-localization detection of arabinogalactan protein 6 and arabinogalactan protein 11 interactors in Arabidopsis pollen and pollen tubes // BMC Plant Biology – 2013, V.13. – P. 75–88
- Doson R., Eliot D., Eliot U., Jons K. Handbook of biochemistry. – М.: – 1991. – 464 p.
- Pandey A.K. Structure, development and reproduction in flowering plants: flower, sexual and vegetative reproduction, and significance of seed // Bhagalpur: TM Bhagalpur University, 2006. – P. 18–23
- Southworth D. Lectins stimulate pollen germination // Nature. – 1975. – V. 258. – P. 600–602.

Представлено: О.В. Кириченко / Presented by: O.V. Kyrychenko
 Рецензент: О.О. Авксентьева / Reviewer: O.O. Avksentyeva
 Подано до редакції / Received: 11.10.2014