

УДК 579.64:571.27:633.11

ДОЗОЗАВИСИМЫЕ ЭФФЕКТЫ ЛЕКТИНА АЗОСПИРИЛЛ НА РОСТ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ СОЛЕВОГО СТРЕССА

© 2024 г. С. А. Аленкина¹, *, М. А. Купряшина¹

¹Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов, ФИЦ «Саратовский научный центр РАН» (ИБФРМ РАН), Саратов, 410049 Россия

*e-mail: s.alenkina@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.06.2023 г.

После доработки 09.08.2023 г.

Принята к публикации 31.08.2023 г.

Исследовали дозозависимое действие лектина *A. brasilense* Sp7 на корни 4-дневных проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 29), выращенных в условиях смоделированного солевого стресса. В корнях проростков пшеницы в условиях засоления лектин повышал активность пероксидазы и супероксиддисмутазы, но снижал активность каталазы. В корнях проростков, подвергшихся стрессу, лектин снижал общее содержание белка и перекисное окисление липидов, вызывающее повреждение мембраны, но увеличивал содержание вторичных метаболитов, таких как общее количество фенолов и флавоноидов. Сделан вывод об участии лектина азоспирилл в адаптационных изменениях корней проростков пшеницы, благодаря которым взаимоотношения бактерий и их хозяев могут регулироваться при изменении почвенно-климатических факторов.

Ключевые слова: ассоциативные бактерии, *Azospirillum*, пшеница, лектин, солевой стресс, вторичные метаболиты

DOI: 10.31857/S0555109924010067, **EDN:** HCNLNC

Засоление почвы является одним из основных абиотических стрессов, который ограничивает рост и продуктивность растений. Пшеница (*Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 29) умеренно солеустойчива, однако ее урожайность сильно снижается при высоких уровнях солености. Исследования приспособления растений к засолению показывают, что этот процесс в онтогенезе протекает неравномерно. Наибольшую чувствительность к высоким концентрациям солей проявляют растения на первых стадиях развития, то есть при прорастании семян и появлении всходов [1]. Основной ущерб растениям, обусловленный засолением, вызван накоплением ионов натрия, которые токсичны для большинства организмов [2, 3]. NaCl является преобладающей солью в большинстве засоленных сред. Когда корни растений находятся в среде с высоким содержанием NaCl, внешние Na⁺ и Cl⁻ создают большой электрохимический градиент, который стимулирует приток ионов соли, нарушая ионный гомеостаз и в конечном итоге повреждая проростки [4, 5]. Корень — это часть растения, непосредственно контактирующая с солями и реагирующая на солевой стресс, посылая химические сигналы через стебель листу [6]. Засоление вызывает окислительный стресс у растений, причинами которого являются образование активных форм кислорода, таких как супероксид (O₂⁻), пероксид

водорода (H₂O₂), гидроксильный радикал (•OH) и синглетный кислород (¹O₂). Активные формы кислорода обладают чрезвычайно высокой реакционной способностью и в конечном итоге приводят к апоптозу и гибели клеток [7, 8]. Однако растения разработали эффективные ферментативные антиоксидантные системы для предотвращения окислительного повреждения [9]. Супероксиддисмутаза (КФ 1.15.1.1) превращает O₂⁻ в H₂O₂. Каталаза (КФ 1.11.1.6) и различные пероксидазы (КФ 1.11.1.7) катализируют расщепление H₂O₂. Эффективность антиоксидантных ферментов гасить O₂⁻ и H₂O₂ связана со стрессоустойчивостью растения [7].

Среди первичных механизмов повреждения клеток при окислительном стрессе лидирует перекисное окисление остатков жирных кислот в мембранных фосфолипидах. При этом снижается их гидрофобность и нарушается стабильность мембран, изменяется работа мембраносвязанных ферментов, повышается проницаемость мембран для ионов, исчезает способность избирательно накапливать вещества. В этом случае соли попадают в клетку пассивно, что еще больше увеличивает повреждение [7]. Как правило, процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) оценивают по скорости и количеству образования одного из конечных продуктов окисления — малонового диальдегида (МДА).

Окислительное повреждение белков заключается в модификации аминокислот, разрыве пептидной цепи, агрегации сшитых продуктов реакции и т.д., тогда как окисление некоторых аминокислотных остатков приводит к образованию оксогрупп, которые усиливают восприимчивость белков к протеолизу [10].

Считается, что флавоноиды являются участниками антиоксидантной защиты клеток, так как являются ловушками для свободных радикалов, а также способны хелатировать ионы металлов, участвующие в радикальных процессах [11].

Изучение потенциала химических веществ, регулирующих рост растений, для минимизации образования свободных радикалов и смягчения повреждения мембран является ступенькой к управлению солевым стрессом у растений [12]. Учитывая необходимость экологизации сельского хозяйства, актуальным является поиск веществ, продуцируемых высшими растениями, грибами и микроорганизмами. Большинство почвенных микроорганизмов могут колонизировать растения, связываясь с ними и усиливая рост и урожайность. Эти микроорганизмы обычно называют ризобактериями, способствующими росту растений (PGPR — Plant Growth-Promoting Rhizobacteria). Среди PGPR представители рода *Azospirillum* хорошо известны и широко используются в сельском хозяйстве [13]. Азотфиксирующие азоспириллы привлекли внимание из-за их роста в тесной связи с корнями различных трав и злаков, их широкого географического распространения и стимулирования роста и развития растений. Эти бактерии приносят пользу растениям несколькими прямыми и косвенными способами. Положительные эффекты объясняются биологической фиксацией азота; производством растительных гормонов, таких как индолилуксусная кислота, которые способствуют развитию корней и увеличивают поглощение воды и питательных веществ; производством соединений, повышающих мембранную активность и пролиферацию тканей корня; смягчением последствий стрессора и борьбой с многочисленными патогенами растений [13]. Механизмы биоконтроля, опосредованного растениями, включают способность бактерий вызывать защитные реакции растений, повышающие устойчивость [14]. В последнее время гораздо больше внимания уделяется анализу роли PGPR в улучшении роста растений в условиях стресса [15].

Бесспорным фактом является участие лектинов, молекул белковой природы в установлении межклеточных биологических взаимодействий, в том числе N_2 -фиксирующих систем. Долгое время считалось, что при взаимодействии углеводов с белками при образовании N_2 -фиксирующих ассоциаций и симбиозов растительные лектины действуют как узнающие молекулы [16]. Однако появились новые данные для лектинов N_2 -фиксирующих бактерий,

которые подчеркивают роль бактериальных лектинов в таких взаимодействиях [17, 18]. Никитина с соавт. [18] показали, что взаимодействие азоспирилл с корнями начинается как взаимодействие лиганд-рецептор и что лектины поверхности бактерий наряду с другими факторами участвуют в этом процессе. С поверхности бактерий *A. brasilense* Sp7 был выделен лектин, являющийся полифункциональным гликопротеином [18]. Эффекты этого лектина, такие как стимулирование прорастания семян, митогенная и фермент-модифицирующая активности, а также способность изменять содержание стрессовых метаболитов в растительных клетках являются дозозависимыми [19–22]. Многие лектин-индуцированные эффекты были зафиксированы при низких концентрациях лектина.

По-видимому, как и другие регуляторы роста, лектины могут оказывать дозозависимое действие на устойчивость пшеницы при солевом стрессе.

Цель работы — исследование влияния различных концентраций лектина на активность антиоксидантных ферментов, общее содержание белка, перекисное окисление липидов и содержание вторичных метаболитов, таких как общее количество фенолов и флавоноидов в корнях проростков пшеницы.

МЕТОДИКА

Получение препаратов лектинов. Лектин выделяли с поверхности клеток штамма *A. brasilense* Sp7 (IBPPM 150) из коллекции ризосферных микроорганизмов Института биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН (<http://collection.ibppm.ru>). Очистку белка и определение лектиновой активности проводили как было описано ранее [21].

Стерилизация семян, получение корней проростков и их предобработка препаратами лектинов. Семена пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта “Саратовская 29” (ГНУ НИИ Сельского хозяйства Юго-Востока РСХА, Россия) были поверхностно стерилизованы в 70%-ном (об./об.) этаноле 1 мин, затем пятикратно отмыты стерильной водой. Семена проращивали в асептических условиях в чашках Петри на стерильной дистиллированной воде и инкубировали в темноте при 25°C. Для экспериментов были использованы корни четырехдневных проростков. Для изучения влияния лектина и засоления на изучаемые параметры, корни проростков выдерживали в течение 2 ч либо в растворе 1%-ного NaCl, либо в растворах лектина (концентрации 0.1–1.2 мМ) и 1%-ного NaCl.

Определение активности антиоксидантных ферментов. Свежие корни (0.5 г) гомогенизировали отдельно в 4 мл 50 мМ натрий-фосфатного буфера (pH 7.0), содержащего 0.1 мМ ЭДТА-Na₂, 1%-ный (масса/об.) поливинилпирролидон и 0.05% (масса/об.) Triton X-100 в ледяной бане.

Гомогенат центрифугировали при 12000 g в течение 15 мин при 4°C. Надосадочную жидкость использовали для определения активности супероксиддисмутазы (СОД), пероксидазы (ПО) и каталазы (КАТ) в соответствии с методиками, описанными Хайруллинским с соавт. [23], Эби [24] и Альшер с соавт. [25] соответственно.

Определение растворимого белка. Надосадочную жидкость использовали также для определения содержания белка в корнях по методу Бредфорда [26], используя бычий сывороточный альбумин в качестве стандарта.

Определение содержания фенольных соединений и флавоноидов. Свежие корни экстрагировали в течение 20 мин 50%-ным метанолом. Экстракты фильтровали под вакуумом с использованием фильтровальной бумаги Whatman № 1 (“Sigma-Aldrich”, США). В экстрактах спектрофотометрическим методом определяли суммарное количество растворимых фенольных соединений с реактивом Фолина–Дениса (поглощение при 725 нм) [27] и содержание флавоноидов по реакции с 1%-ным водным раствором хлористого алюминия (поглощение при 415 нм) [28]. Для сравнительного анализа варианты содержания определяемых веществ выражали в% к контролю. За 100% принимали количество фенолов и флавоноидов, содержащихся в клетках контрольных корней.

Определение интенсивности ПОЛ. Перекисное окисление липидов в ткани листьев определяли

путем измерения количества малонового диальдегида (МДА) с использованием тиобарбитуровой кислоты. Свежие корни проростков (1 г) гомогенизировали в 4.0 мл 10%-ной трихлоруксусной кислоты и центрифугировали при 5000 g в течение 10 мин при 4°C. Надосадочную жидкость анализировали на МДА по методу Ву с соавт. [29]. Для расчета содержания МДА использовали коэффициент молярной экстинкции, равный 155 мм⁻¹ см⁻¹. Содержание МДА выражали в мкмоль/г сырого веса. Для сравнительного анализа варианты содержания МДА выражали в% к контролю. За 100% принимали количество МДА, содержащегося в клетках контрольных корней.

Статистическая обработка результатов. Статистическую обработку данных проводили с использованием дисперсионного анализа (ANOVA) с помощью пакета программ “AGROS” для статистического анализа (версия 2.09, Департамент статистического анализа Российской академии сельскохозяйственных наук). Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой (объем выборки $n = 3$). Варианты, достоверно различающиеся по критерию Фишера (F-критерию) при $p \leq 0.05$, обозначены в таблицах с результатами разными буквами латинского алфавита.

Таблица 1. Влияние лектина *A. brasilense* Sp7 на активность пероксидазы, каталазы и СОД в корнях проростков пшеницы при воздействии смоделированного засоления

Лектин, мМ	Время инкубации, мин			
	15	30	60	120
Пероксидаза				
Контроль	3.0	3.4	3.8	4.0
0.1	105 ± 2a	102 ± 2a	110 ± 2b	110 ± 2a
0.3	110 ± 3b	110 ± 4b	112 ± 3b	105 ± 4a
0.6	120 ± 2c	160 ± 4d	120 ± 3c	100 ± 2a
1.2	122 ± 5c	175 ± 2c	120 ± 2c	98 ± 3a
Каталаза				
Контроль	10	15	20	22
0.1	98 ± 2a	100 ± 3a	65 ± 3c	89 ± 3b
0.3	100 ± 3a	98 ± 4a	71 ± 4d	100 ± 4a
0.6	98 ± 3a	96 ± 2a	85 ± 2d	98 ± 3a
1.2	100 ± 2a	100 ± 3a	95 ± 3b	96 ± 2a
СОД				
Контроль	0.8	1.5	2.0	2.4
0.1	100 ± 3a	100 ± 3a	105 ± 2a	110 ± 4b
0.3	100 ± 2a	105 ± 4a	115 ± 3b	115 ± 4b
0.6	100 ± 4a	110 ± 3b	150 ± 4c	105 ± 3a
1.2	110 ± 3b	115 ± 2b	110 ± 3b	110 ± 2b

Примечание. Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой. Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся величины ($P < 0.05$). За 100% приняты значения активности ферментов в корнях, не подвергавшихся обработке лектином.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Солевой стресс значительно усиливал активность пероксидазы корней в отсутствие лектина. У растений, подвергшихся стрессу, воздействие лектина на корни в течение 30 мин приводило к увеличению активности ПО линейным образом, зависящим от концентрации. Активность достигала пика при 0.6 мМ лектина, увеличение составляло 60%. Через 120 мин инкубации активность фермента снижалась до контрольного значения (табл. 1).

Активность КАТ в корнях увеличивалась при солевом стрессе и существенно снижалась после воздействия на корни лектина в течение 1 ч. Использование лектина в концентрации 1.2 мМ не влияло на активность КАТ у растений, подвергавшихся солевому стрессу, но при 0.1–0.6 мМ лектина активность значительно снижалась. Ингибирование достигало пика при 0.1 мМ лектина (табл. 1).

Активность СОД в корнях значительно повышалась при солевом стрессе. Через 1 ч инкубации в условиях стресса активность изменялась параболически с увеличением концентрации лектина (табл. 1). Наиболее эффективная концентрация лектина составила 0.6 мМ.

Продукт перекисного окисления липидов МДА являлся индикатором окислительного повреждения клеточных мембран. В условиях, имитирующих солевой раствор, воздействие лектина *A. brasilense* Sp7 приводило к максимальному снижению МДА после 60 мин инкубации с корнями проростков. Кроме того, содержание МДА в корнях изменялось параболически с увеличением концентрации лектина и было самым низким при 0.3 мМ лектина в условиях солевого стресса. Необходимо отметить, что обработка NaCl заметно увеличивала содержание МДА в корнях по сравнению с контролем (рис. 1а). В контрольных образцах содержание МДА составляло 3.2 мкмоль/г сырой массы корней.

Еще одним важным показателем защиты растений от стресса является восстановление содержания общего белка. Уменьшение общего содержания белка при стрессе может быть связано с ингибированием синтеза белка и с его деградацией. Солевой стресс приводил к максимальному снижению содержания белка в корнях после обработки в течение часа. Использование 0.3 мМ концентрации лектина значительно нивелировало вызванное стрессом снижение и увеличило содержание белка на 30% по сравнению с растениями, не обработанными лектином. Содержание белка в корнях также увеличивалось при более низкой и более высокой концентрации лектина (0.1 и 0.6 мМ соответственно), но в меньшей степени, чем в предыдущем случае. Однако использование лектина в концентрации 1.2 мМ не приводило к существенному изменению содержания белка в корнях по сравнению

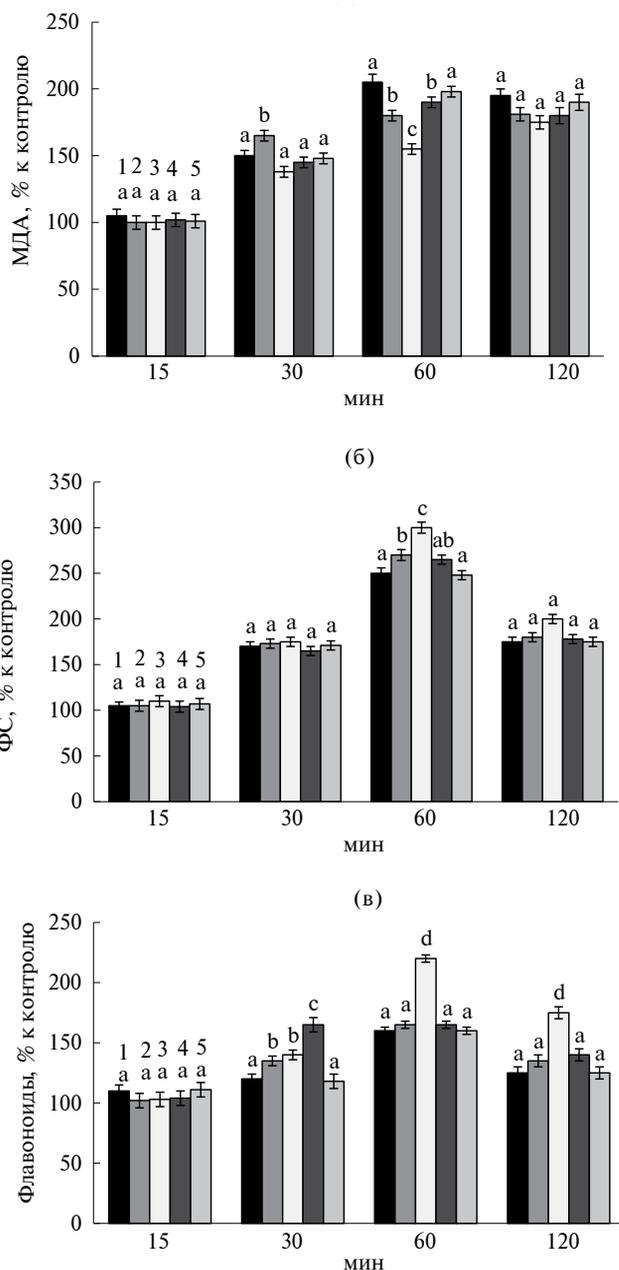


Рис. 1. Влияние лектина (2–5) *A. brasilense* Sp7 на содержание МДА (а), ФС (б) и флавоноидов (в) в корнях проростков пшеницы при засолении: 1 – контроль, без лектина; 2 – 0.1 мМ; 3 – 0.3 мМ; 4 – 0.6 мМ; 5 – 1.2 мМ. Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой. Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся величины ($P < 0.05$).

с таковым у необработанных лектином растений в условиях солевого стресса (табл. 2).

В условиях, имитирующих солевой стресс, общее содержание фенолов больше всего увеличивалось после 60-минутной инкубации с 0.3 мМ лектина с корнями проростков. Увеличение составило 50% по сравнению с контролем (рис. 1б).

Комбинированное воздействие на корни 0.3 мМ лектина и солевого стресса приводило к увеличению содержания флавоноидов, которое достигало максимума через 1 ч воздействия (непонятно). Увеличение составило 60% по сравнению с контролем (рис. 1в).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Азоспириллы могут синтезировать лектины — гликопротеины, обладающие способностью высокоспецифично связывать остатки углеводов на поверхности растительной клетки. Лектин *A. brasilense* Sp7 способствует росту растений, способен модифицировать активность ферментов, а также может изменять содержание стрессовых метаболитов в клетках растений, что свидетельствует о его способности индуцировать адаптационные процессы в корнях проростков пшеницы [19–21, 30–34].

Засоление является неблагоприятным экологическим фактором, который может снижать урожайность растений более чем на 50%. Засоление почвы в основном происходит из-за хлорида натрия. Самыми легкими мишенями прямого воздействия засоления являются семена и корни растений, поскольку соли в основном концентрируются в верхних слоях почвы [35]. Исследования адаптации растений к засолению показывают, что наибольшую чувствительность к высоким концентрациям солей проявляют растения при прорастании семян и появлении всходов [7].

Результаты данного исследования показали, что лектин *A. brasilense* Sp7 повышал устойчивость корней проростков пшеницы в условиях солевого стресса. NaCl не только непосредственно токсичен для клеточного метаболизма, но также способствует интенсивному образованию АФК и развитию окислительного стресса. Накопление АФК играет центральную роль в реакции растений

Таблица 2. Влияние лектина *A. brasilense* Sp7 на содержание общего растворимого белка в корнях проростков пшеницы в условиях смоделированного засоления

Лектин, мМ	Растворимый белок			
	Время инкубации, мин			
	15	30	60	120
Контроль	20	15	10	16
0.1	98 ± 2a	100 ± 3a	71 ± 3c	100 ± 3a
0.3	98 ± 3a	96 ± 4a	83 ± 4d	89 ± 4a
0.6	100 ± 3a	98 ± 2a	75 ± 2c	98 ± 3a
1.2	100 ± 2a	100 ± 3a	54 ± 3b	96 ± 2a

Примечание. Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой. Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся величины ($P < 0.05$). За 100% приняты значения содержания растворимого белка в корнях, не подвергшихся обработке лектином.

на стресс [36]. Инактивация избыточного количества АФК важно для защиты от окислительного повреждения в условиях стресса [12, 37].

Лектин существенно изменял уровень активности антиоксидантных ферментов в корнях, подвергшихся стрессу, уже через несколько минут после стресса. Происходило увеличение активности ПО и СОД и снижение активности КАТ. Наши данные подтверждают результаты Арзанеш с соавт. [38], которые показали, что азоспириллы могут повышать активность ПО и СОД растений при различных абиотических стрессах. Снижение активности КАТ могло быть связано с действием салициловой кислоты, синтез которой индуцируется лектинами азоспирилл [39].

При действии неблагоприятных факторов, в том числе и засоления, происходит ингибирование синтеза белка, увеличение деградации протеинов и в целом нарушение белкового метаболизма, о чем свидетельствует снижение показателя общего растворимого белка [40]. Действительно, в нашем исследовании солевой стресс несколько снижал содержание общего растворимого белка в корнях проростков пшеницы. Низкие концентрации лектина (0.3 мМ) значительно повышали уровень растворимого белка в корнях по сравнению с корнями, не обработанными лектином, в условиях стресса. Этот результат свидетельствует о том, что лектин, проявляя защитный эффект, способствует нормализации белкового метаболизма в условиях засоления.

Наиболее ранние изменения в ответ на неблагоприятные внешние факторы происходят на уровне наружной мембраны растительной клетки — плазмалеммы. Одной из быстрых и неспецифических реакций клеточных мембран, вызванных любым стрессом, является усиление перекисного окисления липидов мембраны, что является основной причиной повреждения и гибели растений. Количество малонового диальдегида — продукта перекисного окисления липидов является, показателем окислительного повреждения клеточных мембран. Предварительная обработка лектином в концентрации 0.3 мМ снижала уровень МДА в корнях, подвергшихся стрессу.

Фенольные соединения являются обязательными компонентами клеток высших растений и выполняют в них различные функции. Они участвуют в окислительно-восстановительных процессах (компоненты электрон-транспортных цепей дыхания и фотосинтеза), иммунных реакциях; они используются в качестве резервного энергетического материала; регулируют рост и развитие растений; защищают клетки от стресса. Обладая высокой реакционной способностью, эти вторичные метаболические соединения могут инактивировать свободные радикалы, тем самым защищая клетки от АФК. Имеются отдельные данные,

свидетельствующие об увеличении содержания фенолов в стрессовых тканях растений [41]. Фенольные кислоты и флавоноиды являются наиболее распространенными фенольными соединениями в пшенице и встречаются как в свободной, так и в связанной форме в различных концентрациях. Оценка содержания фенолов в корнях проростков пшеницы, обработанных лектинами, показала, что лектин *A. brasilense* Sp7 может значительно увеличить содержание фенольных соединений в корнях в начальный период моделирования солевого стресса.

Таким образом, обработка лектином *A. brasilense* Sp7 оказывает дозозависимое действие на активность антиоксидантных ферментов, ПОЛ, общее содержание растворимого белка и содержание фенолов в корнях пшеницы при солевом стрессе. Настоящие результаты являются дополнением к полученным ранее данным о том, что лектины азоспирилл могут участвовать в адаптации и вызывать индукцию защитных механизмов растений. Было показано, что лектины азоспирилл способны изменять содержание ряда стрессовых метаболитов — пероксида водорода, цАМФ [19], оксида азота, диацилглицерина, салициловой кислоты [21, 30] низкомолекулярных антиоксидантов [34]. Таким образом, протекторный эффект лектинов в растениях носит мультинаправленный (полифункциональный) характер. Это является одной из причин считать эти белки способными повышать выживаемость растений в условиях действия стрессоров и тем самым выполнять роль одного из компонентов общих клеточных защитных систем. Все это позволяет рассматривать лектины как перспективное для практического применения соединения для защиты растений от стресса и повышения их продуктивности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ashraf M., Ahmad S. // Field Crops Research. 2000. V. 66. P. 115–127.
- Munns R., Tester M. // Annual Review of Plant Biology. 2008. V. 59. P. 651–681.
- Dong H. Z., Kong X. Q., Luo Z., Li W. J., Xin C. S. // European Society for Agronomy. 2010. V. 33. P. 285–292.
- Silva P., Facanha A. R., Tavares R. M., Geros H. // Journal of Plant Growth Regulation. 2010. V. 29. P. 23–34.
- Sun J., Wang M. J., Ding M. Q., Deng S. R., Liu M. Q., Lu C. F. et al. // Plant Cell and Environment. 2010. V. 33. P. 943–958.
- Meloni D. A., Oliva M. A., Martinez C. A., Cambraia J. // Environmental and Experimental Botany. 2003. V. 49. P. 69–76.
- Ashraf M. // Biotechnology Advances. 2009. V. 27. P. 84–93.
- Velarde-Buendia A. M., Shabala S., Cvikrova M., Oaxana D., Pottosin I. // Plant Physiology and Biochemistry. 2012. V. 61. P. 18–23.
- Horvath E., Pal M., Szalai G., Paldi E., Janda T. // Biologia Plantarum. 2007. V. 5. P. 1480–1487.
- Georgiadou E. C., Ntourou T., Goulas V., Manganaris G. A., Kalaitzis P., Fotopoulos V. // Front. Plant Sci. 2015. V. 6. P. 871.
- Es-Safi N. E., Kollmann I., Khelifi S., Ducrot P. H. // Food Sci. Technol. 2007. V. 40. P. 1246–1252.
- Verma S., Mishra S. N. // Journal of Plant Physiology. 2005. V. 162. P. 669–677.
- Puente M. L., Gualpa G. L., Lopez G. A., Molina R. M., Carletti S. M., Cassán F. D. // Symbiosis. 2018. V. 76. P. 41–49.
- Bhattacharyya P. N., Jha D. K. // World J. Microbiol. Biotechnol. 2012. V. 28. P. 1327–1350.
- Cassána F., Diaz-Zorita M. // Soil Biology and Biochemistry. 2016. V. 103. P. 117–130.
- Антонюк Л. П., Евсеева Н. В. // Микробиология. 2006. Т. 75. № 4. С. 544–549.
- Castellanos T., Ascencio F., Bashan Y. // Current Microbiology. 1998. V. 36. P. 241–244.
- Нукитина В. Е., Пономарева Е. Г., Аленькина С. А. Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. / Ред. В. В. Игнатов. М.: Наука, 2005. С. 70–97.
- Alen'kina S. A., Bogatyrev V. A., Matora L. Yu., Sokolova M. K., Chernysheva M. P., Trutneva K. A., Nikitina V. E. // Plant Soil. 2014. V. 381. P. 337–349.
- Alen'kina S. A., Romanov N. I., Nikitina V. E. // Brazilian Journal of Botany 2018. V. 41. P. 579–587.
- Alen'kina S. A., Nikitina V. E. // Appl. Biochem. Microbiol. 2020. V. 56. P. 211–218.
- Alen'kina S. A., Nikitina V. E. // Russian Journal of Plant Physiology. 2021. V. 68. P. 315–321.
- Хайруллин Р. М., Яруллина Л. Г., Трошина Н. Б., Ахметова И. Э. // Биохимия. 2001. Т. 66. № 3. С. 354–358.
- Aebi H. Catalase in Vitro. / Ed. L. Packer. Methods in Enzymology. San Diego: Acad. Press, 1984. P. 121–126.
- Alscher R.G., Erturk N., Heath L. S. // J. Exp. Bot. 2002. V. 53. P. 1331–1341.
- Makkar H. P. S., Sidhuraju P., Becker K. Plant Secondary Metabolites. Totowa: Humana Press, 2007. 496 p.
- Marinova D., Ribarova F., Atanassova M. // Journal of the University of Chemical Technology and Metallurgy. 2005. V. 40. № 3. P. 255–260.
- Wu H. L., Wu X. L., Li Z. H., Duan L. S., Zhang M. C. // Journal of Plant Growth Regulation. 2012. V. 31. P. 113–123.
- Alen'kina S. A., Payusova O. A., Nikitina V. E. // Plant Soil. 2006. V. 283. P. 147–151.
- Чернышева М. П., Аленькина С. А., Нукитина В. Е., Игнатов В. В. // Прикл. биохимия и микробиология. 2005. Т. 41. № 4. С. 444–448.
- Аленькина С. А., Нукитина В. Е. // Микробиология. 2015. Т. 84. № 5. С. 553–560.
- Alen'kina S. A., Nikitina V. E. // J. Plant Regul. 2017. V. 36. P. 522–527.
- Alen'kina S., Kupryashina M. // Soil Research. 2022. V. 60. P. 197–209.

34. Orcutt D. M., Nilsen E. T. *The Physiology of Plants Under Stress: Soil and Biotic Factors*. N.Y.: Wiley, 2000. 696 p.
35. Foyer C. H., Noctor G. // *Plant, Cell and Environment*. 2015. V. 38. P. 239–239.
36. Reddy A. R., Chaitanya K. V., Jutur P. P., Sumithra K. // *Environmental and Experimental Botany*. 2004. V. 52. P. 33–42.
37. Arzanesh M. H., Alikhani H. A., Khavazi K., Rahimi-an H. A., Miransari M. // *International Journal of Botany*. 2009. V. 5. P. 244–249.
38. Аленькина С. А., Трутнева К. А., Никитина В. Е. // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2013. № 6. С. 760–764.
39. Cramer G. R., Van Sluyter S. C., Hopper D. W. et al. // *BMC Plant Biol*. 2013. V. 13. P. 49.
40. Darko E., Fodor J., Dulai S., Ambrus H., Szenzenstein A., Kiraly Z., Barnabas B. // *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2011. V. 197. P. 454–465.

Dose-dependent Effects of Azospirilla Lectin on the Growth of wheat Seedlings under Salt Stress

S. A. Alen'kina^a, *, and M. A. Kupryashina^a

^a*Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, Saratov Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (IBPPM RAS), Saratov, 410049 Russia*

**e-mail: s.alenkina@yandex.ru*

The dose-dependent effect of the *A. brasilense* Sp7 lectin on the roots of 4-day-old wheat seedlings (*Triticum aestivum* L. cv. Saratovskaya 29) grown under simulated salt stress was studied. In the roots of wheat seedlings under salt stress, lectin increased the activity of peroxidase and superoxide dismutase, but decreased the activity of catalase. In the roots of stressed seedlings, lectin reduced the total protein content and lipid peroxidation causing membrane damage, but increased the content of secondary metabolites, such as the total amount of phenols and flavonoids. It was concluded that azospirillum lectins are involved in adaptive changes in the roots of wheat seedlings, due to which the relationship between bacteria and their hosts can be regulated when soil and climatic factors change.

Keywords: lectin, Azospirillum, wheat seedlings