

**В. Ю. Джамєєв**  
**МЕХАНІЗМИ РЕЦЕПЦІЇ ТА ВНУТРІШНЬОКЛІТИННОГО**  
**СИГНАЛІНГУ У РОСЛИН: НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК**  
**Харків: ХНУ ім. В. Н. Каразіна, 2016, 208 с.**

Наприкінці минулого століття у світовій біології рослин сталися події, за значенням порівнювані із секвенуванням геному рослин: сформувалися уявлення про всю послідовність процесів сприйняття клітиною і трансдукції в генетичний апарат сигналів різної природи. До того часу дослідження були сфокусовані переважно на з'ясуванні самих реакцій-відповідей, власне, результату впливу на організм зовнішніх або внутрішніх чинників. Механізми формування такого результату залишалися невідомими.

У загальних рисах сигнальні процеси можна описати дуже просто. Будь-який вплив на клітину (зміна температури, солоності, кислотності середовища і тому подібне) спочатку сприймають спеціалізовані сенсорні молекули (сенсори), властивості яких при цьому змінюються. Вони надсилають сигнал про зміни на молекули – передавачі сигналу, які, в свою чергу, регулюють експресію генів стресової відповіді – впізнають специфічні ділянки ДНК, взаємодіють з ними і, таким чином, регулюють транскрипцію. У підсумку формується фізіологічна відповідь: відбувається зміна експресії відповідних генів і поява транскриптів, а далі необхідних білків і метаболітів. Попри встановлення загальних принципів трансдукції клітинних сигналів досі немає однозначних відповідей на питання про те, як клітина вибірково сприймає конкретні сигнали, як за допомогою відносно невеликого набору сигнальних посередників (месенджерів) вибірково змінюється експресія великої кількості генів, як клітина уникає хаосу при одночасному сприйнятті багатьох сигналів, чи є принципові відмінності між сприйняттям і трансдукцією стресових та «фонових» сигналів і т. ін.

Останніми роками відбувається надзвичайно інтенсивне накопичення відомостей у галузі клітинного сигналіну, ця тематика стає однією з провідних у сучасній фізіології, біохімії, клітинній біології. В цій галузі постійно виходить чимало оглядових статей і монографій. При цьому, однак, принаймні у вітчизняному просторі, явно бракує відповідної навчальної літератури. Посібник, випущений кандидатом біологічних наук В.Ю. Джамєєвим, є спробою автора систематизувати основні відомості про внутрішньоклітинний сигналінг рослин. Фактично це перше вітчизняне навчальне видання з тематики клітинного сигналіну в рослин. Слід зауважити, що сучасні питання сигналіну в тваринних клітинах добре висвітлені у фундаментальному навчальному посібнику «Біологічні мембрани та основи внутрішньоклітинної сигналізації. Теоретичні аспекти» (автори Л.І. Остапченко, Т.Б. Синельник, І.В. Компанець), випущеному у 2016 році ВПЦ «Київський університет».

У посібнику В.Ю. Джамєєва описані структура, властивості й особливості функціонування компонентів внутрішньоклітинних сигнальних систем рослин, механізми рецепції і трансдукції зовнішніх сигналів. Книга написана на основі лекційного матеріалу до спеціального курсу «Внутрішньоклітинні сигнальні системи рослин» і призначена для студентів, які навчаються на біологічних факультетах класичних університетів, а також у вищих навчальних закладах аграрного та педагогічного профілів.

Як зазначає у вступі автор, «Книга не є всеосяжним джерелом відомостей про механізми рецепції і сигналіну у рослин, і, можливо, не дасть абсолютно всіх відповідей на питання найбільш допитливих читачів. Однак цей навчальний посібник може послужити базовим стартовим майданчиком для початку освоєння все ще маловивченої галузі біології – механізмів рецепції і сигналіну у рослин».

Посібник складається з чотирьох розділів. Перший має назву «Значення, структура і принципи функціонування сигнальних систем клітин». Автор відзначає, що механізми сприйняття сигналів необхідні для розпізнавання і мінімізації негативного впливу несприятливих чинників, відповіді на них адекватною зміною функціональної активності.

## РЕЦЕНЗІЇ

У першому підрозділі наводиться принцип поділу клітинних реакцій на швидкі та повільні. Прикладами перших є зміни напрямів трансмембранних іонних потоків та активності вже існуючих молекул ферментів. Повільні реакції розвиваються за рахунок синтезу білків *de novo*, що потребує часу.

У підрозділі 1.2 дається коротка характеристика компонентів сигнальних систем, до яких належать рецептори, ефектори, вторинні месенджери, G-білки, що модифікують сигнальні ферменти, адаптерні молекули і кінцеві мішені. В подальших підрозділах першого розділу описується сутність передачі сигналу. Впорядкованість цього явища визначається вибірковістю (специфічністю) міжмолекулярних взаємодій. Автор описує основні механізми модуляції активності посередників, серед яких найважливішими є взаємне зв'язування, ковалентна модифікація та зміна мікрооточення, наприклад, зміна концентрацій іонів (у тому числі протонів) і низькомолекулярних органічних регуляторів. Окремими підрозділами представлені описи ефектів підсилення в сигнальних системах та причин їх виникнення, суті функціонування транскрипційного каскаду, поділ сигнальних механізмів на активаторні, репресорні й дерепресорні.

У заключному підрозділі першого розділу (1.8) детально описується система убіквітин-опосередкованої деградації білків, зокрема, розглядаються будова убіквітину, процеси убіквітинування та деградації білків у 26S протеасомах.

У другому розділі книги описані механізми рецепції зовнішніх сигналів. У підрозділі 2.1 даються визначення, класифікація і загальна характеристика рецепторів. Клітинний рецептор, за тлумаченням автора, – це макромолекула або олігомерний білковий комплекс, здатний специфічно реагувати на певний зовнішній вплив і запускати внутрішньоклітинний сигнальний каскад, що приводить до формування специфічної відповіді на цей вплив за допомогою зміни функціональної активності клітини. Відзначається, що рецептори розрізняють за багатьма критеріями, зокрема, за типом сигналу, що сприймається; за локалізацією, за структурними особливостями, за механізмом активації.

Відзначається, що рослинні клітини здатні реагувати на різні стимули: хімічні сполуки, світло, температуру, дотик, механічний вплив, гравітацію тощо. Наголошується, що у рамках навчального курсу розглядаються лише дві найбільш вивчені групи рецепторів: хімічні (ліганд-зв'язуючі) і світлові. Зауважимо, що автором не згадуються ймовірні термосенсиори, осмосенсиори та інші «сенсиори», за допомогою яких може сприйматися, наприклад, дія абіотичних стресорів (Лось, 2010). Стосовно ж рецепторів хімічних сигналів наводиться інформація про їх субодиничну та доменну структуру (рецепторний домен, що відповідає за зв'язування ліганду; регуляторний – необхідний для взаємодії із сигнальними партнерами і подальшої передачі сигналу; домен локалізації – ділянка, що визначає локалізацію рецептора). Також розглянуті чотири основні механізми активації рецепторів: зміна конформації; ковалентна модифікація; вивільнення рецептора зі зв'язаного стану; перерозподіл рецептора між плазмалемною та ендосомною фракціями.

У підрозділі 2.2 наводяться відомості про ліганд-зв'язуючі рецептори. Відзначається, що існує величезна кількість клітинних рецепторів, що специфічно зв'язують хімічні сполуки (ліганди) певного типу. Такими сполуками можуть бути гормони, інші біологічно активні речовини з гормоноподібною дією, елісатори, трофічні сполуки (цукри, амінокислоти), іони (наприклад, нітрати) та ін. Екстраклітинні ліганди, які специфічно взаємодіють з рецепторами, називають первинними месенджерами. Специфічне зв'язування з первинними месенджерами спричиняє конформаційні зміни рецептора, необхідні для запуску процесу трансдукції внутрішньоклітинного сигналу. З конкретним хімічним рецептором можуть зв'язатися сполуки різної природи, однак далеко не всі здатні активувати сигнальну систему. Специфічність взаємодії, що дозволяє стимулювати процес передачі сигналу, можлива тільки при взаємодії рецептора з певним типом ліганду, який називають також активним агоністом.

У розділі окремо розглядаються зовнішні рецептори, зокрема, рецептор-подібні кінази, рецептори, сполучені з G-білками, внутрішньоклітинні рецептори та інші. Автор відзначає, що знання про окремі групи зовнішніх рецепторів рослин далеко не повні.

Підрозділ 2.3 присвячено світловим рецепторам, серед яких рецептори UV-B, фототропіни, криптохроми і фітохроми. Детально розглянуто їх структуру та механізми активації.

## РЕЦЕНЗІЇ

У третьому розділі йдеться про трансдукцію сигналів всередині клітини. Відзначається, що передача сигналу від рецепторів, залежно від їх типу, може здійснюватися безпосередньо на промотор гена або на ефекторні молекули, а також на численні проміжні компоненти внутрішньоклітинних сигнальних систем. Компоненти, що беруть участь у передачі сигналу від рецепторів до кінцевих мішеней, надзвичайно різноманітні за структурою, властивостями та механізмами трансдукції сигналу.

Перший підрозділ розділу 3 присвячений G-білкам. Автор поділяє точку зору, згідно з якою гетеротримерні G-білки не характерні для рослин, водночас у рослин наявні малі G-білки.

Наступний підрозділ присвячений ефекторним молекулам і вторинним месенджером. Наголошується, що ефектори-ферменти ковалентно модифікують субстрат, утворюючи низькомолекулярні сполуки, які виконують роль вторинних месенджерів. Вторинні месенджери добре дифундують всередині клітини, а деякі сполуки (наприклад, NO) легко проникають в сусідні клітини. Такі речовини мають короткий час життя: вони після виконання сигнальної функції руйнуються ферментативним шляхом або спонтанно. У разі іонів існують механізми, що сприяють швидкому зниженню їх концентрації.

Окремим блоком у підрозділі представлені фосфоліпази як стартові ферменти певних сигнальних ланцюгів. У сигнальних механізмах найбільш важливими є фосфоліпази C, D і A<sub>2</sub>. Активність всіх цих фосфоліпаз призводить до утворення цілого ряду вторинних месенджерів, що беруть участь в модуляції активності компонентів каскадних сигнальних систем.

Так, фосфоліпази D виконують центральну роль в стресових реакціях рослин, в яких опосередковують дію стресових гормонів (АБК, жасмонату, етилену), а також утворення цих регуляторів. Автором подано цінну інформацію про наявність трьох груп фосфоліпаз D, що відрізняються як за субстратною специфічністю, так за особливостями регуляції іонами кальцію:

- 1) звичайні фосфоліпази D, що виявляють максимальну активність за мілімолярної концентрації Ca<sup>2+</sup> (20-100 мМ), саме вони переважають у рослинних клітинах;
- 2) поліфосфоінозитид-залежні фосфоліпази D – найбільш активні при мікромольних рівнях Ca<sup>2+</sup> і специфічні до фосфатидилінозитолполіфосфатів;
- 3) фосфатидилінозитол-специфічні фосфоліпази D, які є незалежними від кальцію.

За таким же принципом у книзі наводиться опис фосфоліпаз C, що за субстратною специфічністю також поділяються на три групи:

- 1) поліфосфоінозитид-специфічні фосфоліпази C гідролізують фосфатидилінозитолполіфосфати;
- 2) неспецифічні фосфоліпази C діють на фосфатидилхолін і ряд інших фосфоліпідів (оскільки ферменти цієї групи переважно розщеплюють фосфатидилхолін, їх також називають фосфатидилхолін-специфічними фосфоліпазами C);
- 3) глікозилфосфатидилінозитол-специфічні фосфоліпази C відщеплюють білки (глікопротеїни), заякорені на мембранах за допомогою глікозидних зв'язків через фосфатидилінозитол. Такі заякорені білки є екстраклітинними і функціонують як ферменти (фосфатази, нітратредуктази), рецептори, що взаємодіють з екстраклітинними лігандами, або матриксні білки клітинної стінки (арабіногалактанпротеїн).

Серед фосфоліпаз C поліфосфоінозитид-специфічні посідають центральне місце в сигнальних механізмах. Сигнальний механізм за участю таких фосфоліпаз C важливий для відповіді рослин на різні стимули, включаючи осмотичний стрес, АБК, світло, гравітацію, вплив патогенів та забруднення. Під дією цих факторів стимулюється активність поліфосфоінозитид-специфічної фосфоліпази C і фосфатидилінозитол-4-фосфат-5-кінази – ключового ферменту синтезу фосфатидилінозитол-4,5-дифосфату – субстрату поліфосфоінозитид-специфічної фосфоліпази C.

Фосфатидилінозитол-специфічна фосфоліпаза C розщеплює фосфатидилінозитол-4,5-дифосфат (PIP<sub>2</sub>) на інозитол-1,4,5-трифосфат (IP<sub>3</sub>) і діацилгліцерол (DAG). У тварин IP<sub>3</sub> зв'язується з IP<sub>3</sub>-стимульованими Ca<sup>2+</sup>-каналами (IP<sub>3</sub>-рецепторами), локалізованими на мембранах ендоплазматичного ретикулуму і стимулює вивільнення іонів Ca<sup>2+</sup>, а DAG бере участь в активації протеїн-

## РЕЦЕНЗІЇ

кінази С. У рослинах не виявлені гомологи мішеней  $IP_3$  тварин –  $IP_3$ -рецептори і протеїнкінази С. У той же час, існують докази того, що мобілізація іонів  $Ca^{2+}$  та їх осциляції відіграють важливу роль в сигнальному шляху, опосередкованому фосфатидилінозитол-специфічною фосфоліпазою С. Нині не відомий точний механізм кальцієвих осциляцій в опосередкованому цією фосфоліпазою С каскаді рослин. Автор наголошує: якщо  $IP_3$ -чутливі  $Ca^{2+}$ -канали присутні в рослинних клітинах, то вони принципово відрізняються за структурою від подібних молекул тварин, не виключається можливість того, що  $IP_3$  не має безпосереднього стосунку до активації  $Ca^{2+}$ -каналів.

У цьому ж підрозділі розглядаються функціональні особливості фосфоліпази  $A_2$ . Відзначається, що рослинні фосфоліпази  $A_2$  регулюють, головним чином, октадеканоїдний шлях, в якому з ліноленої кислоти утворюються жасмонат та інші оксиліпіни. На відміну від інших ефекторів, головна сигнальна функція фосфоліпази  $A_2$  полягає в каталізі синтезу не власне вторинних месенджерів, а попередників для синтезу інших регуляторів. Іншими словами, фосфоліпази  $A_2$  постачають субстрат для октадеканоїдного сигнального шляху.

Один із підрозділів розділу 3 присвячений оксиду азоту (NO) та NO-сигналінгу. В ньому, зокрема, детально розглянуто шляхи утворення NO: нітрат/нітрит-залежні (пов'язані з активністю нітратредуктази і нітрит-NO-редуктази), аргінін-залежні, а також неферментативні. При викладенні цього матеріалу відображено сучасну дискусію стосовно окремих механізмів утворення NO, зокрема, щодо наявності у рослин ферменту, подібного до NO-синтази тварин (NOS). Автор, зокрема, відзначає, що аналіз послідовності ДНК показав, що у рослин немає білків близьких за структурою до NO-синтази ссавців. Хоча використання антитіл до NOS і специфічних інгібіторів цього ферменту дозволяє припускати наявність NOS-подібної активності в рослинних тканинах, стверджувати про існування NOS-подібного ферменту у рослин з повною впевненістю не можна. Імуноферментний та інгібіторний аналізи, спрямовані на ідентифікацію NOS у рослин, можуть дати позитивні відповіді в тому разі, якщо антитіла та інгібітори зв'язуються з ферментами, які використовують L-аргінін як субстрат, і їх активність побічно пов'язана з продукцією NO. З іншого боку, оксид азоту у рослин може утворюватися з аргініну не безпосередньо, а через поліаміни.

Також у підрозділі детально розглянуто основні механізми, за допомогою яких NO та його похідні модулюють активність внутрішньоклітинних мішеней:

- 1) нітрозилування металів. NO утворює комплекс з металовмісними білками, безпосередньо модулюючи їх активність;
- 2) S-нітрозилування цистеїну. Іон нітронію ( $NO^+$ ) формує з тиоловими групами цистеїну S-нітрозотіоли (RS-NO);
- 3) нітрування тирозину. Взаємодія пероксинітриду ( $ONOO^-$ ) із залишком тирозину призводить до нітрування його ароматичного кільця.

Наступний підрозділ присвячено нуклеотидциклазним сигнальним системам: аденілатциклазній та гуанілатциклазам. Зокрема, значна увага приділяється іонним каналам, що відкриваються циклічними нуклеотидами (CNGC). Нині у *Arabidopsis* більше 20 білків розглядаються як представники сімейства CNGC. Серед них є канали, які спеціалізуються на транспорті моновалентних або двовалентних катіонів.

У підрозділі 3.3 окремо розглянуто роль іонів кальцію у системі передачі сигналів. Відзначається, що ефективна робота  $Ca^{2+}$ -залежного сигнального механізму можлива, якщо в клітині працюють три основних функціональних модулі:

- 1) системи активного транспорту кальцію, спрямованого з цитоплазми в екстраклітинний простір, ЕПР, мітохондрії і вакуолю. Енергозалежні переносники  $Ca^{2+}$  локалізуються в мембранах, що відокремлюють цитоплазму від даних компартментів;
- 2) системи індукованого надходження кальцію в цитоплазму: кальцієві канали, через які іони  $Ca^{2+}$  в певних умовах проникають в цитоплазму за градієнтом концентрацій;
- 3) цитоплазматичні компоненти сигнальних ланцюгів (ферменти, іонні канали, каталітично неактивні сигнальні посередники, транскрипційні регулятори), активність яких модулюється зміною концентрації цитозольного кальцію.

## **РЕЦЕНЗІЇ**

Автором детально розглянуто транспортні системи, що кодують кальцієвий сигнал: різні типи кальцієвих каналів та системи екстраклітинного транспорту кальцію. Наводиться також інформація про цільові білки, активність яких змінюється за зміни кальцієвого гомеостазу.

Четвертий розділ (найкоротший, 17 с.) стосується механізмів передачі сигналу рослинних гормонів у клітинах. Наведено короткі відомості про передачу ауксинового, цитокінінового, гіберелінового, етиленового та брасиностероїдного сигналів.

Таким чином, навчальний посібник В.Ю. Джамєєва є першим вітчизняним навчальним виданням, де наведено повні відомості про систему клітинного сигналіngu у рослин. Головною перевагою книги є те, що вона написана на основі оригінальної сучасної зарубіжної наукової літератури у даній галузі, а отже, відображає сучасний стан наукових досліджень. Важливо, що автор переважно не обминає дискусійні питання, а навпаки, акцентує на них увагу. Посібник викладений добрим стилем, матеріал сприймається досить легко. Поліпшує сприйняття і наявність наприкінці підрозділів коротких описів механізмів рецепції і трансдукції певних сигналів. У книзі наведений немалий як для навчального видання бібліографічний список. Водночас суттєвим недоліком видання є майже повна відсутність бодай якихось посилань у тексті на фактичні відомості, у тому числі й ті, що є предметом дискусії. Це значно обмежує можливості використання книги науковцями.

Інший недолік полягає у відсутності історичних відомостей щодо досліджень сигнальних посередників і систем, це ускладнює розуміння логіки стрімкого розвитку досліджень, в ході яких протягом двох-трьох останніх десятиліть сформувалися уявлення про принципи внутрішньоклітинної сигналізації у рослин.

Нарешті, ще одним суттєвим недоліком є повна відсутність даних про сигнальну роль активних форм кисню (АФК) і редокс-сигналінг та редокс-регуляцію взагалі. Поза увагою автора залишилася і саліцилова кислота – дуже важлива сполука, що поєднує властивості сигнального посередника та фітогормону і реалізує свої функції у тісному зв'язку з АФК і оксидом азоту.

В цілому ж, навчальний посібник В.Ю. Джамєєва є прикладом якісного сучасного навчального видання, що буде корисним як студентам біологам рослин, так і аспірантам, викладачам і дослідникам у галузі фітофізіології й експериментальної клітинної біології.

**© 2018 р. Т. О. Ястреб**  
*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва*  
*(Харків, Україна)*