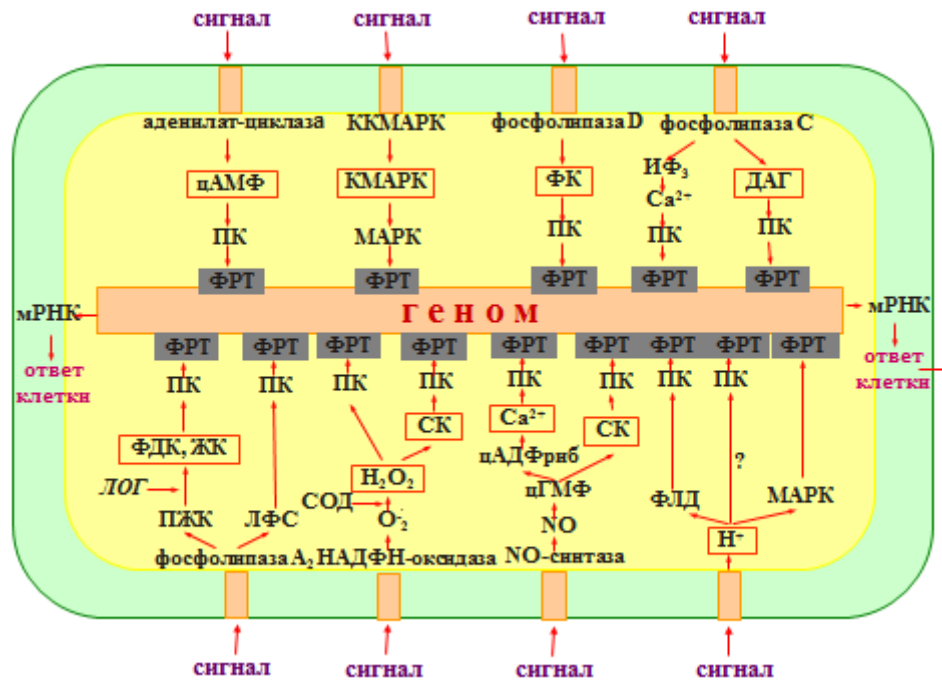


Лекция

Сигналинг

Скоординированное развитие растений достигается благодаря регуляции экспрессии генов в каждой клетке в зависимости от разнообразных сигналов внешней и внутренней среды.

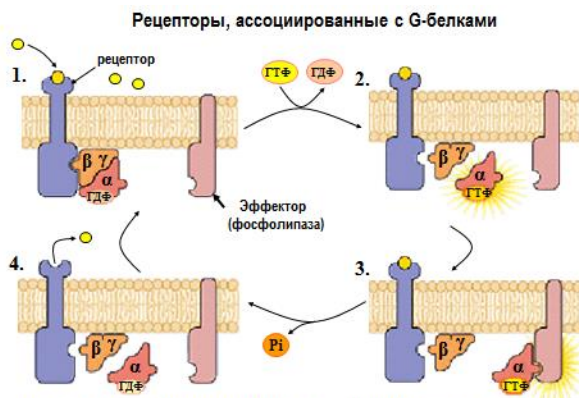
Передача практически любого сигнала в клетке включает в себя три основных этапа: 1) рецепция сигнала; 2) передача и усиление (трандукция) сигнала; 3) геномный ответ — изменение экспрессии генов.



На первом этапе сигнал специфически взаимодействует с белком-рецептором, который должен обладать следующими основными свойствами: 1- специфически и с высокой аффинностью связывать определенные сигнальные молекулы; 2- не менять химической структуры сигнальной молекулы; 3- при рецепции сигнала запускать работу нижележащей системы передачи сигнала.

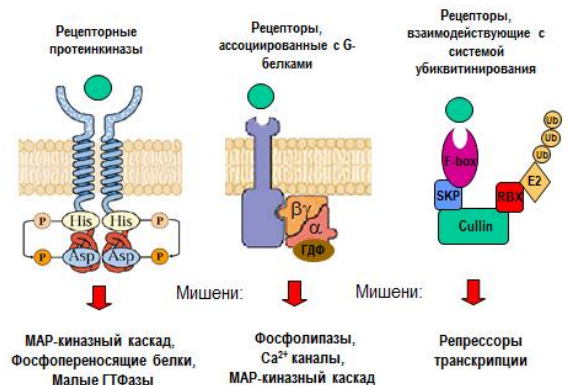
Основными типами рецепторов являются:

1. Рецепторы с ферментативной активностью (чаще протеинкиназой), которые изменять структуру следующего компонента пути передачи сигнала;



Примеры: 1. Рецептор ауксинов **ABP1** – α активует фосфолипазу A2
2. Рецептор АБК **GCR2** – α активует фосфолипазу D

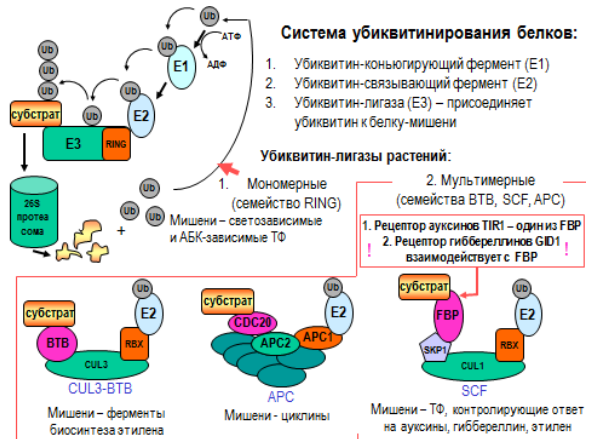
Распространенные типы рецепторов растений



2. Рецепторы, ассоциированные с G-белками. Связывание сигнала вызывает

диссоциацию гетеротримера G-белков с образованием свободных субъединиц α, β, γ , которые передают сигнал дальше.

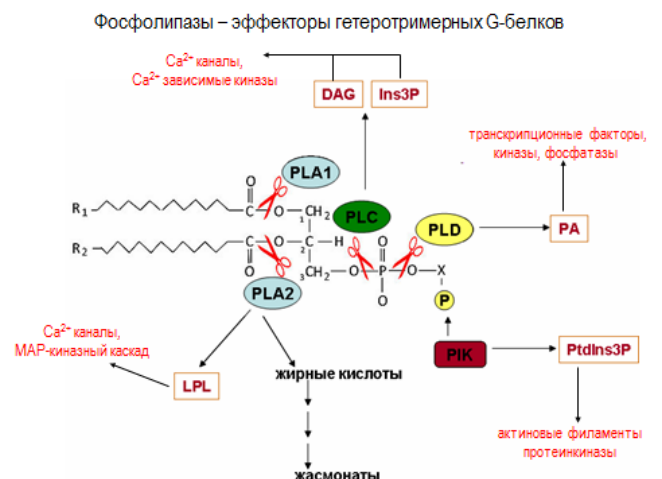
3. Рецепторы-компоненты системы убиквитинирования белков (UPS). Связывание сигнала с этими рецепторами вызывает убиквитинирование (присоединение маленького белка убиквитина) и последующий протеолиз репрессоров передачи сигнала с помощью протеосомы 26S.



Путь передачи сигнала включает в себя последовательное изменение активности нескольких эффекторных белков. Особое место в передаче сигнала занимают вторичные мессенджеры – небольшие сигнальные молекулы, синтез которых запускается при рецепции и передаче сигнала; они перемещаются по клетке и запускают работу белков, участвующих в сигнальной трансдукции – это G-белки, цАМФ, цГМФ, производные фосфолипидов, ионы H^+ и Ca^{2+} , закись азота NO и т.д. Одной из функций вторичных мессенджеров является усиление сигнала, что приводит к организации сигнального каскада, в котором интенсивность сигнала усиливается на каждом этапе. Другой важной функцией вторичных мессенджеров является возможность взаимодействия и перекрестной активации нескольких сигнальных путей, что важно для координированного развития в зависимости от различных сигналов.

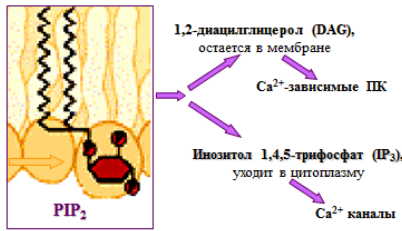
Одним из наиболее распространенных способов передачи сигнала в различных путях является фосфорилирование/ дефосфорилирование белков, модулирующее их активность. **МАР-киназный каскад** (от MAP- Mitogen Activated Protein Kinase) – наиболее распространенный у эукариот линейный каскад фосфорилирования, включающий в себя три последовательно действующих Ser/Thr протеинкиназы: MAP-киназу, MAPKK, MAPKKK. Компоненты МАР-киназного каскада участвуют в передаче сигналов ауксинов, АБК, этилена, контроле клеточного цикла, ответе на абиотический стресс, поранение и проникновение патогена.

Производные мембранных фосфолипидов используются в качестве вторичных мессенджеров в регуляции развития у всех эукариот. Ферменты, катализирующие гидролиз фосфолипидов – **фосфолипазы**, которые делятся на 4 класса в зависимости от положения гидролизуемой связи.



Фосфолипаза C

- осуществляет гидролиз фосфатидилинозитол-4,5-бисфосфата (PIP₂)
- активируется при ответе на АБК и ауксины

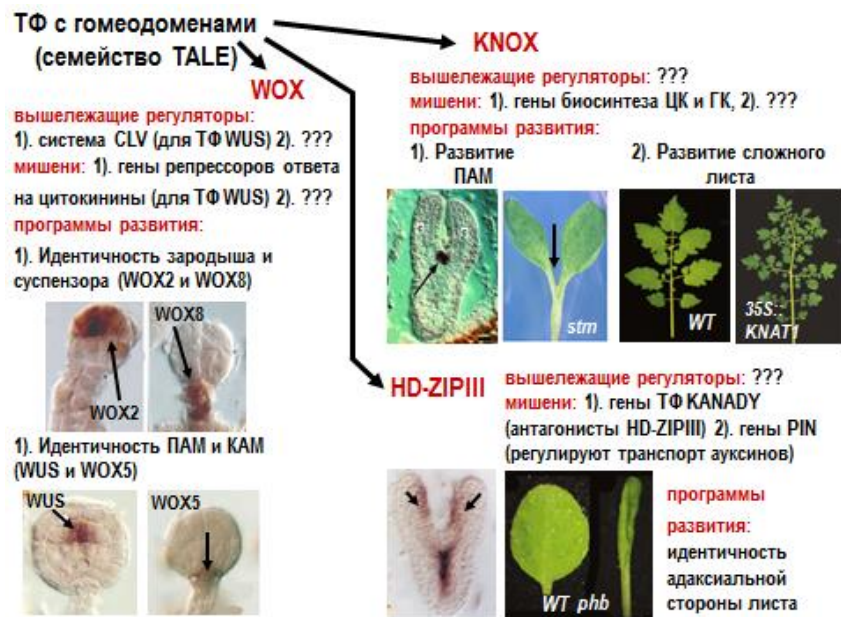


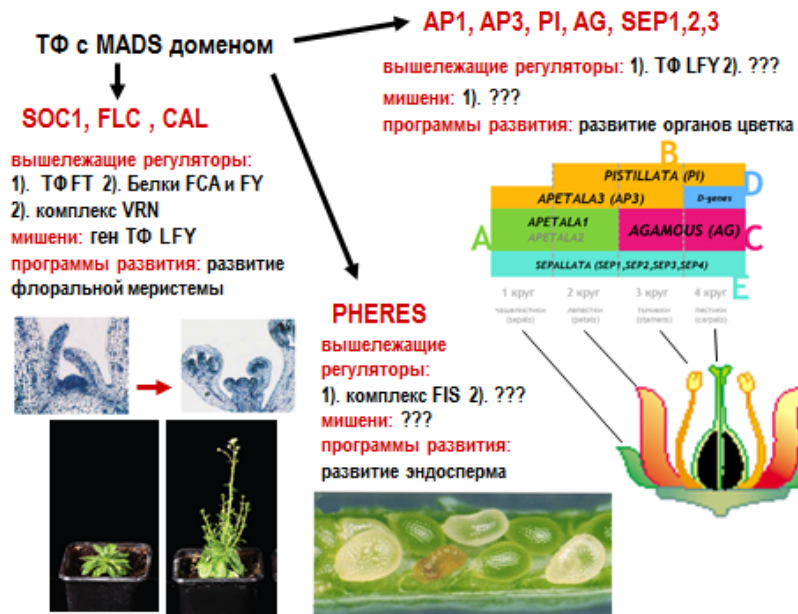
Например, фосфолипаза C высвобождает из фосфолипида два активных вторичных мессенджера: диацилглицерол и инозитол-трифосфат.

Ионы Ca^{2+} используются в качестве вторичных мессенджеров при передаче разнообразных сигналов, причем важным может быть достижение пиковой концентрации ионов в клетке (высвобождаются из депо – клеточной стенки, ЭПС, вакуоли). Например, ионы кальция активируют калиевые и анионные каналы плазмалеммы, необходимые для деполяризации мембраны при закрывании устьиц. Также влиять на динамику цитоскелета, а также могут прямо или опосредовано влиять на экспрессию ряда генов.

На последнем этапе передачи сигнала имеет место изменение активности транскрипционных факторов разных групп, их взаимодействие с консервативными последовательностями в промоторных областях генов и, как следствие, изменение уровней экспрессии генов (транскрипции).

В настоящее время идентифицировано около 2000 генов, кодирующих **транскрипционные факторы** (ТФ), что составляет около 7% от общего числа генов. Ключевую роль играют семейства ТФ, содержащие MADS-домен, гомеодомен, GRAS-домен и др.





Эпигенетическая регуляция активности генов

К эпигенетическим изменениям относят изменение активности (подавление экспрессии) гена, не связанное с изменением его нуклеотидной последовательности, которые может сохраняться в течение ряда клеточных поколений.

Основными эпигенетическими механизмами являются: - метилирование ДНК; - модификация гистонов; - изменение активности генов с помощью малых РНК.

Два первых способа связаны с изменениями хроматиновой укладки ДНК, влияющими на ее доступность для транскрипционных факторов. Основные ферменты – ДНК-метилтрансферазы, метилирующие ДНК по цитозину, и модификаторы гистонов, катализирующие ацетилирование и метилирование гистонов в составе нуклеосом.

Метилирование ДНК является одним из вариантов замолкания (сайленсинга) гена и может быть опосредовано действием малых двуцепочечных РНК. Более длительное замолкание генов, наследуемое при делениях клеток, связано с метилированием гистонов (например белками группы Polycomb). Ацетилированное же состояние гистонов ассоциировано с транскрипционно активных участков хроматина.

