

ХЕМОСИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ

© А. О. Шпаков

*Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН,
Санкт-Петербург; электронный адрес: alex_shpakov@list.ru*

За последние годы достигнут значительный прогресс в изучении хемосигнальных систем растений, через посредство которых фитогормоны осуществляют регуляцию широкого спектра биохимических и физиологических процессов в растительной клетке. В обзоре рассматривается несколько типов хемосигнальных систем растений, которые различаются структурно-функциональной организацией и молекулярными механизмами передачи сигнала к эффекторным белкам, ответственным за регуляцию экспрессии генов. Среди них активируемые цитокининами, этиленом и брассиностероидами двухкомпонентные сигнальные системы, включающие в себя в качестве сенсора рецепторные протеинкиназы, а также активируемые ауксином, гиббереллинами и жасмонатами многокомпонентные SCF-комплексы, наделенные убиквитинлигазной активностью. Недавно у растений были обнаружены сигнальные системы, включающие в себя рецепторы серпантинного типа и сопряженные с ними гетеротримерные G-белки, которые широко распространены у животных и грибов. Представленные в обзоре данные указывают на сходство двухкомпонентных и сопряженных с G-белками сигнальных систем растений и грибов и свидетельствуют об уникальной природе сигнальных систем растений, включающих в себя SCF-комплексы.

Ключевые слова: абсцизовая кислота, ауксин, брассиностероид, гетеротримерный G-белок, гиббереллин, гистидинкиназа, растение, рецептор, хемосигнальная система, цитокинин.

В настоящее время обнаружено несколько классов различных по химической природе сигнальных молекул экзогенного и эндогенного происхождения, которые выполняют функции гормонов в клетках растений и контролируют их рост, дифференцирование, апоптоз, широкий спектр физиологических и биохимических процессов. Наиболее хорошо среди гормонов и гормоноподобных веществ растений (фитогормонов) исследованы цитокинины, этилен, брассиностероиды, ауксин, гиббереллины, жасминовая кислота и абсцизовая кислота (рис. 1). Некоторые фитогормоны структурно близки гормонам животных и грибов. Так, брассиностероиды обладают структурным сходством со стероидными гормонами позвоночных животных; ауксин, являющийся производным индола, близок по структуре серотонину и мелатонину; абсцизовая кислота сходна с терпеноидами, жасмонаты — с простагландинами, цитокинины — с пуринами (Chow, McCourt, 2006). В то же время некоторые фитогормоны (этилен, и гиббереллины) не имеют структурных гомологов среди известных в настоящее время гормонов других представителей эукариот (Gray, 2004).

Для восприятия генерируемых фитогормонами сигналов и их преобразования в конечный ответ клетки растения используют различные по своей структурно-функциональной организации хемосигнальные системы. Этилен, цитокинины и брассиностероиды реализуют свои эффекты через двухкомпонентные сигнальные системы, включающие в себя рецепторные протеинкиназы и регуляторы ответа. Эти системы играют ключевую роль в передаче химических сигналов у бактерий и грибов. Ауксин, гиббереллины и жасмонаты взаимодействуют с рецепторными белками, которые содержат обогащенные остатками

лейцина LRR-повторы (leucine-rich repeats). Активируя включающие в себя эти белки комплексы, наделенные убиквитинлигазной активностью, фитогормоны влияют на модификацию остатками убиквитина регуляторов транскрипции — процесс, который ведет к деградации таких регуляторов и как следствие к изменению экспрессии генов. У других организмов сигнальные пути, сходные с теми, через которые свои регуляторные эффекты реализуют ауксин, гиббереллины и жасмонаты, встречаются исключительно редко. Сравнительно недавно у растений были обнаружены сигнальные системы, включающие в себя в качестве сопрягающего компонента гетеротримерные ГТФ-связывающие белки (G-белки), которые осуществляют передачу сигнала с активированного гормоном рецептора к эффекторным белкам, генераторам вторичных посредников, или к ионным каналам. Сопряженные с G-белками сигнальные системы составляют большинство хемосигнальных систем у позвоночных и беспозвоночных животных, широко представлены у грибов (Shpakov, Pertseva, 2008). Таким образом, у растений имеются сигнальные системы, сходные по структурно-функциональной организации с таковыми прокариот и представителей всех царств эукариот, и сигнальные системы, уникальные для растений.

Двухкомпонентные сигнальные системы

Как известно, классические двухкомпонентные системы состоят из сенсора сигнала и регулятора ответа. Сенсорный компонент обычно представлен рецепторными формами гистидинкиназ или серин-треониновых проте-

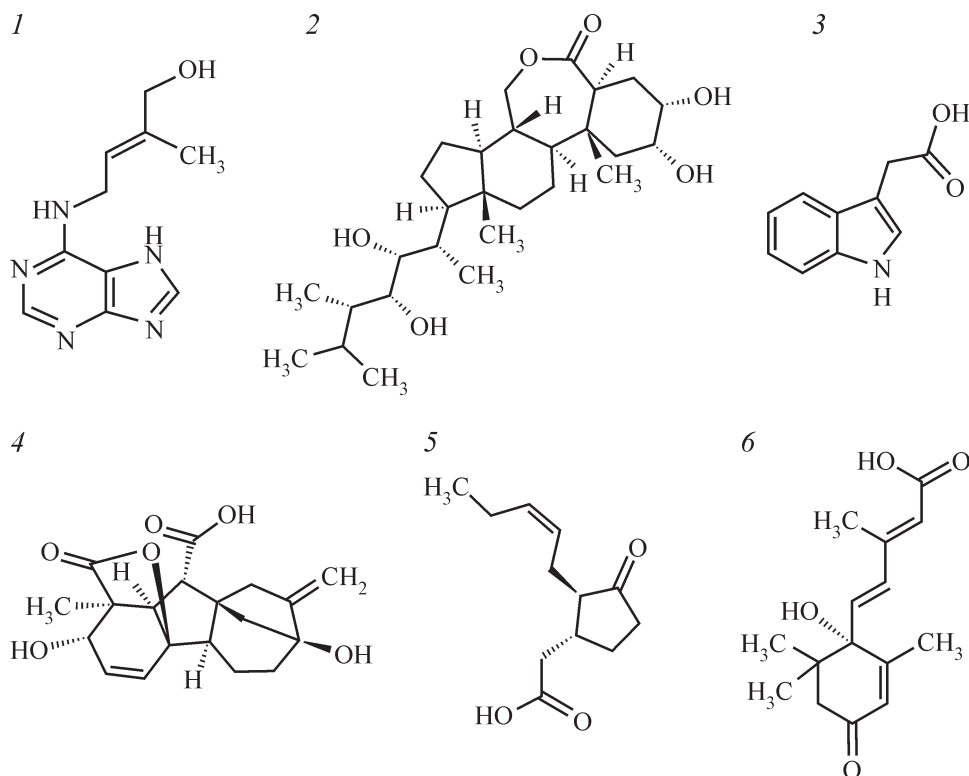


Рис. 1. Вещества с гормональной активностью, обнаруженные у растений.

1 — цитокинин, 2 — brassиностероид, 3 — ауксин, 4 — гиббереллин, 5 — жасминовая кислота, 6 — абсцизовая кислота.

инкиназ и в большинстве случаев содержит несколько функциональных модулей. Сенсор опознает сигнальную молекулу, переходит в активированную форму и осуществляет фосфорилирование сопряженного с ним регулятора ответа, который либо сам взаимодействует с регуляторными участками генома и контролирует, таким образом, экспрессию генов, являясь по существу фактором транскрипции, либо регулирует функциональную активность других факторов транскрипции и сопряженных с ними эффекторных белков. Необходимо подчеркнуть, что двухкомпонентные системы являются основным инструментом переработки внешних сигналов у прокариот (гены, кодирующие белки, компоненты этих систем, составляют более 1 % генома бактерий), а также широко распространены у грибов и низших эукариот.

В настоящее время у растений хорошо исследованы двухкомпонентные системы, в которых функцию сенсора выполняют как гистидинкиназы, так и серин-треониновые протеинкиназы. Через посредство рецепторных гистидинкиназ свои регуляторные эффекты реализуют этилен и цитокинины. У *Arabidopsis thaliana* и риса *Oryza sativa* выявлены три семейства рецепторных гистидинкиназ, первое из которых включает в себя рецепторы этилена, второе — фоторецепторы, в то время как третье объединяет гистидинкиназы АНК-семейства, включающие в себя цитокининовые рецепторы и осмосенсорные гистидинкиназы (Hwang et al., 2002; Pareek et al., 2006). Двухкомпонентная система, включающая в себя в качестве сенсора серин-треониновую протеинкиназу, ответственна за передачу в растительную клетку сигнала, генерируемого brassиностероидами (Belkhadir, Chory, 2006).

Ц и т о к и н и н ы. Эти фитогормоны, которые являются производными пуринов, регулируют развитие хлоро-

пластов, что непосредственно влияет на зеленый цвет растения, ускоряют созревание семян, контролируют рост листьев и развитие проводящих тканей (Mahonen et al., 2006). Они специфически взаимодействуют с гистидинкиназами АНК-семейства — АНК2, АНК3 и АНК4 (CRE1/WOL), интегральными белками, пронизывающими плазматическую мембрану 2 (АНК4) или 3 (АНК2 и АНК3) раза (рис. 2) (Inoue et al., 2001; Higuchi et al., 2004; Riefler et al., 2006). Гомология первичной структуры при сравнении гистидинкиназ АНК2 и АНК3 настолько высока (более 81 % идентичности), что предполагается возможность взаимозаменяемости этих рецепторных белков при взаимодействии с цитокининами. Связывание молекулы цитокинина со значительной по размеру внеклеточной петлей гистидинкиназы, которая представляет собой CHASE-домен (cyclase/histidine kinase-associated sensing extracellular), вызывает изменение конформации расположенного в цитоплазме гистидинкиназного домена и приводит к запуску реакции аутофосфорилирования этого домена по остатку гистидина, который локализован в высококонсервативном среди всех рецепторных гистидинкиназ сайте ХНQХКGSSXS (рис. 3). В дальнейшем фосфат с остатка гистидина вследствие реакции трансфосфорилирования переносится на остаток аспарагиновой кислоты, который локализован в С-концевом воспринимающем домене. На следующем этапе осуществляется передача сигнала в ядро, для чего фосфат с остатка аспарагиновой кислоты воспринимающего домена переносится на гистидинфосфотрансферный АНР-белок, который транслоцируется через ядерную мембрану и фосфорилирует там ARR-белок, выполняющий функцию регулятора ответа в двухкомпонентной сигнальной системе, запускаемой цитокининами. ARR-белок в фосфорилированном

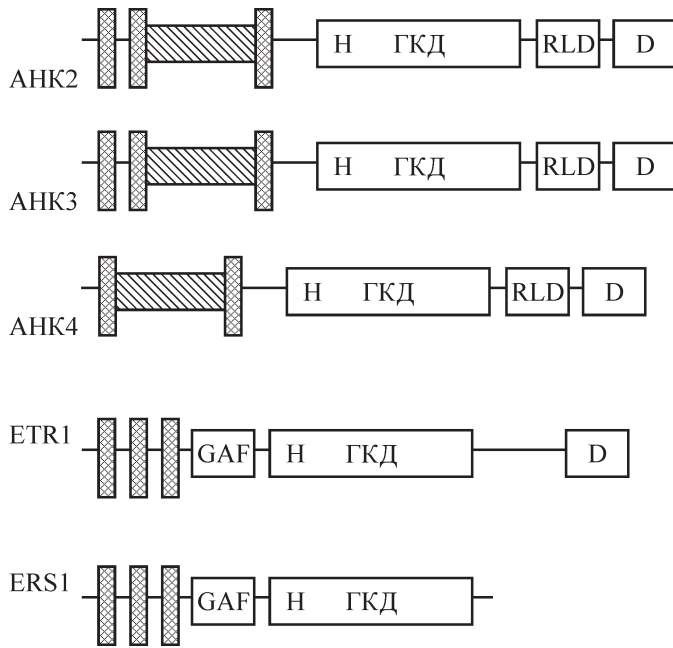


Рис. 2. Доменная организация рецепторных гистидинкиназ растения *Arabidopsis thaliana*.

АНК2, АНК3 и АНК4 — рецепторы цитокининов; ETR1 и ERS1 — рецепторы этилена. ГКД — гистидинкиназный домен; Н — остаток гистидина, мишень для аутофосфорилирования, локализованный в гистидинкиназном домене; D — остаток аспарагиновой кислоты, мишень для трансфосфорилирования, локализованный в воспринимающем домене; RLD — домен, родственник воспринимающему домену; GAF — GAF-домен. Серым цветом закрашены трансмембранные участки, затрихован внеклеточный домен.

состоянии стимулирует транскрипцию зависимых от цитокининов генов, что и обуславливает конечный ответ клетки на действие этих фитогормонов (Suzuki et al., 1998, 2001; Hwang et al., 2002). Необходимо подчеркнуть, что между гистидинкиназным и воспринимающими доменами в гистидинкиназах АНК2, АНК3 и АНК4 расположен RLD-домен, родственник по своей структурно-функциональной организации воспринимающему домену, но не участвующий в реакции трансфосфорилирования, функции которого в настоящее время не выяснены. Показано, что этот домен присутствует только в тех гистидинкиназах АНК-семейства, которые активируются цитокининами.

Еще одна рецепторная гистидинкиназа АНК1 *A. thaliana*, кодируемая геном *AtANK1*, которая также относится к семейству АНК-киназ, как предполагают, выполняет функцию осмосенсора (Urao et al., 1999). В пользу этого свидетельствуют следующие факты. Экспрессия гена *AtANK1* в клетках дрожжей, которые лишены собственных осмосенсорных гистидинкиназ, приводит к восстановлению их способности расти на средах с повышенным содержанием осмолитов. Наиболее высокий уровень экспрессии гена *AtANK1* выявлен в корнях *A. thaliana*, причем он отчетливо меняется при изменении концентрации солей во внешней среде.

Этилен. Самый простой по структуре фитогормон этилен в клетках *A. thaliana* специфически связывается с пятью типами рецепторных гистидинкиназ (ETR1, ETR2, EIN4, ERS1 и ERS2). Они состоят из связывающего этилен интегрального домена, содержащего три трансмембранных участка, а также расположенных в цитоплазме GAF-домена (vertebrate cGMP-specific phosphodiesterase,

cyanobacterial adenylate cyclase, and formate hydrogen lyase transcription activator FhIA), ответственного за образование межмолекулярных комплексов, и гистидинкиназного домена (рис. 2) (Chang, 2003). ETR1, ETR2 и EIN4 (но не ERS1 и ERS2) также имеют значительный по размеру С-концевой воспринимающий домен, который является типичным функциональным модулем в рецепторных гистидинкиназах бактерий и служит для осуществления реакции трансфосфорилирования. В ETR1 и ERS1 гистидинкиназный домен обладает ферментативной активностью, в то время как в ETR2, EIN4 и ERS2 он ее лишен, что связано с отсутствием ряда АКО, определяющих его киназную активность. Совокупность данных о том, что гистидинкиназы ETR2, EIN4 и ERS2, являющиеся рецепторами для этилена, не обладают киназной активностью, и о том, что мутации в гене *ETR1*, ведущие к потере им ферментативной активности, существенно не влияют на чувствительность растительной клетки к этилену, позволяет сделать вывод о независимости механизма передачи этиленового сигнала от гистидинкиназной активности рецепторов.

Предполагается, что в отсутствие этилена рецепторные гистидинкиназы, связывающие его, стимулируют CTR1-белок, представляющий собой RAF-подобную протеинкиназу, которая в активном состоянии является негативным регулятором каскада митогенактивируемых протеинкиназ. Связывание этилена с рецепторной гистидинкиназой нарушает ее взаимодействие с CTR1-белком, что ведет к снятию ингибирующего влияния CTR1-белка на каскад митогенактивируемых протеинкиназ. В результате активируются зависимый от этого каскада EIN2-белок, локализованный в ядерной мембране, и функционально связанные с ним факторы транскрипции EIN3 и EIL1, которые регулируют экспрессию генов, определяющих от-

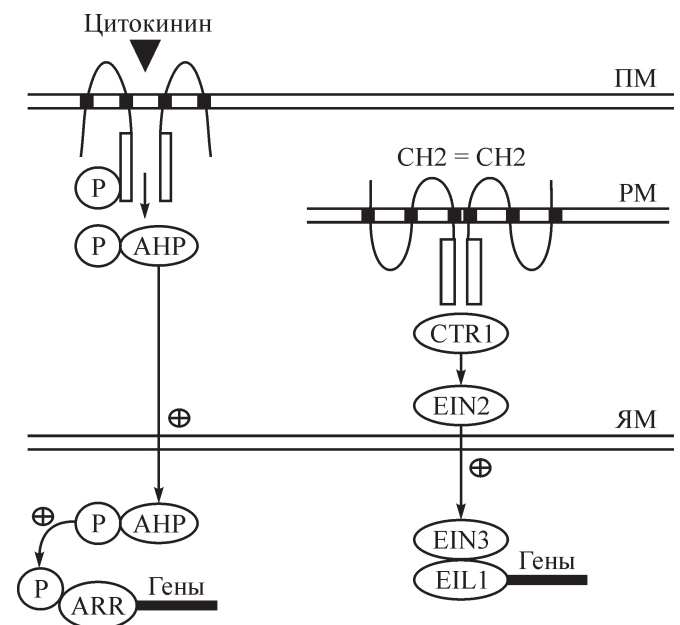


Рис. 3. Активируемые цитокининами и этиленом сигнальные пути у *Arabidopsis thaliana*.

АНР — гистидинфосфотрансферный АНР-белок; АНР — регулятор ответа в двухкомпонентной системе, регулируемой цитокининами; CTR1 — RAF-подобная протеинкиназа; EIN2 — белок, зависимый от каскада митогенактивируемых протеинкиназ; EIN3 и EIL1 — факторы транскрипции; ПМ, РМ и ЯМ — плазматическая, ретикулярная и ядерная мембраны соответственно. Знак «+» — стимулирующее влияние.

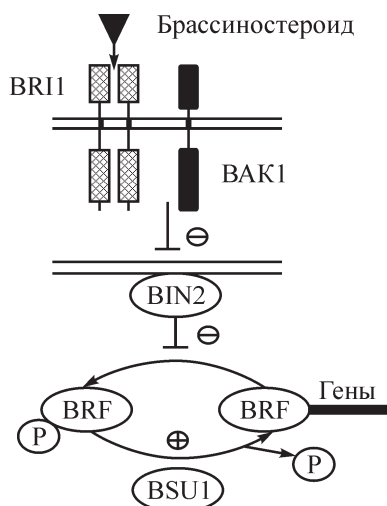


Рис. 4. Активируемые brassиностероидами сигнальные пути у *Arabidopsis thaliana*.

BRI1 — рецепторная серин-треониновая протеинкиназа; BAK1 — мембранно-связанная серин-треониновая киназа, ассоциированная с BRI1; BIN2 — киназа 3 гликогенсинтазы; BSU1 — ядерная серин-треониновая фосфатаза; BRF — факторы транскрипции, зависящие от brassиностероидов. Знаки «+» и «-» — стимулирующее и ингибирующее влияние соответственно.

вет клетки на действие этилена (рис. 3) (Chang, 2003; Gray, 2004).

Связывание этилена с интегральным доменом рецепторных гистидинкиназ осуществляется в наномолярном диапазоне концентраций, как и в случае других фитогормонов. Однако не до конца ясно, чем обусловлена высокая специфичность взаимодействия с лигандсвязывающим сайтом этого домена столь простой молекулы, как этилен. Важную роль в таком взаимодействии играет катион меди, который ассоциирован с этиленсвязывающим сайтом рецепторной гистидинкиназы в клетках *A. thaliana* и в гетерологичной системе дрожжей с экспрессированным геном *ETR1* (Rodriguez et al., 1999). Необходимо отметить, что у цианобактерии *Synechocystis* также выявлен этиленовый рецептор, который с высокой аффинностью связывает этилен только в присутствии катиона меди в качестве кофактора. Несмотря на то что бактерия не чувствительна к этилену, обнаружение у нее гена, кодирующего этиленовый рецептор, может свидетельствовать в пользу прокариотического происхождения рецепторных гистидинкиназ, связывающих этот простейший алкен. Предполагается, что свои сигнальные функции этилен начал выполнять значительно позднее, чем сформировалась регулируемая им двухкомпонентная сигнальная система (Cancel, Larsen, 2002). Это достаточно частое явление для химических сигналов, которые осуществляют негативную регуляцию сигнальных каскадов. Обнаружено также, что у контролируемого этиленом сигнального пути имеются и другие регуляторы, которые, возможно, возникли на более ранних этапах эволюции. Одним из них является глюкоза, которая увеличивает деградацию фактора транскрипции EIN3, ключевого компонента контролируемого этиленом сигнального каскада (Yanagisawa et al., 2003).

Свет. Кванты света являются одними из наиболее древних сигналов, которые улавливаются фоторецепторами. Эти рецепторы содержат хромофоры — химические вещества, структура которых меняется под действием света. Фоторецепторы сформировались на самых ранних

этапах эволюции — у цианобактерий — и представлены у них рецепторными гистидинкиназами, активация которых светом вызывает аутофосфорилирование киназного домена по остатку гистидина и запуску цепи реакций переноса фосфатной группы на регулятор ответа. Обнаруженные у растений фоторецепторы (фитохромы) по первичной структуре гомологичны бактериальным фоторецепторам (Smith, 2000). У *A. thaliana* имеются пять фитохромов — PHYA, PHYB, PHYC, PHYD и PHYE, представляющих собой цитозольные белки, которые включают в себя N-концевой сенсорный — светочувствительный — домен, содержащий тетрапиррольный хромофор, и расположенные в C-концевой части молекулы два PAS-домена и гистидинкиназный домен (Sharrock, Quail, 1989; Clark et al., 1994). Для передачи светового сигнала к эффекторным белкам важна не только присущая PHY-фитохромам гистидинкиназная активность, но и серин-треонинкиназная активность, которой также наделены эти фоторецепторы. В то же время показано, что удаление гистидинкиназного домена из молекулы фитохрома PHYB не приводит к полному блокированию его функциональной активности, хотя заметно и снижает ее (Krall, Reed, 2000).

Браassinостероиды представляют собой лактоны со стероидной структурой, близкие стероидным гормонам млекопитающих, которые впервые были выделены из пыльцы *Brassica napus*. Браassinостероиды широко распространены в растительном мире. Они контролируют такие важнейшие процессы у растений, как рост, дифференцирование и размножение. У мутантных линий *A. thaliana*, не способных синтезировать brassиностероиды, имеются отчетливо выраженные дефекты в прорастании семян, отмечается недоразвитие листьев и репродуктивных органов, для взрослых растений характерны уродливость и маленькие размеры.

Свои регуляторные эффекты на растительную клетку brassиностероиды реализуют через двухкомпонентную систему, включающую в себя расположенную в плазматической мембране серин-треониновую протеинкиназу, сходную по структуре с Toll-рецепторами животных, в частности Toll-рецептором *Drosophila melanogaster* (рис. 4) (Belkhadir, Chory, 2006; Gendron, Wang, 2007). Эта рецепторная протеинкиназа, обозначаемая BRI1 (brassinosteroid insensitive 1), содержит внеклеточный домен, включающий в себя 24 LRR-повтора, трансмембранный участок и значительный по размеру цитоплазматический домен с киназной активностью, и в активном состоянии представлена гомодимером. Связывающий brassиностероиды сайт сформирован двумя LRR-повторами (LRR21 и LRR22) и расположенным между ними участком длиной 70 аминокислотных остатков (АКО) (Kinoshita et al., 2005). Взаимодействие лиганда с внеклеточным доменом BRI1 вызывает изменение конформации расположенного в цитоплазме киназного домена и стимулирует его аутофосфорилирование по остаткам серина и треонина, которые локализованы в активационной петле киназного домена (Wang et al., 2005a). Одним из механизмов активации киназного домена является снятие ингибирующего влияния C-концевого участка этого домена на активационную петлю. Делеция C-концевого участка (41 АКО) приводит к стимуляции аутофосфорилирования рецепторной киназы BRI1 даже в отсутствие brassиностероидов (Wang et al., 2005b). Другим ингибитором киназной активности BRI1 является BKI1 (BRI1 kinase inhibitor 1), ассоциированный с мембраной белок, который непосредственно взаимодействует с активационной петлей ки-

назного домена. Связывание брассиностероида с рецепторной киназой вызывает диссоциацию комплекса BRI1-BK11 и переводит BK11 в цитозольную форму (Wang, Chory, 2006).

Функцию регулятора ответа в чувствительной к брассиностероидам двухкомпонентной системе выполняет еще одна серин-треониновая протеинкиназа — BAK1 (br1-associated receptor kinase 1). Ее внеклеточный домен содержит пять LRR-повторов, которые по спираль-спиральному механизму взаимодействуют с LRR-повторами активированной лигандом BRI1-киназы (Belkhadir, Chory, 2006; Wang, Chory, 2006). Комплекс BRI1-BAK1 блокирует активность локализованной в ядре киназы 3 гликогенсинтетазы BIN2 (brassinosteroid insensitive 2), которая ингибирует зависимые от брассиностероидов факторы транскрипции и, напротив, активирует ядерную серин-треониновую фосфатазу BSU1 (BRI1 supressor 1), ответственную за стимуляцию этих факторов (рис. 4). Однако молекулярные механизмы, лежащие в основе взаимодействия комплекса BRI1-BAK1 с BIN2 и BSU1, в настоящее время не выяснены. Недавно было обнаружено, что цитоплазматический домен BRI1 наряду с киназой активностью обладает гуанилатциклазной активностью (Kwezi et al., 2007). В связи с этим предполагается, что роль вторичного посредника при передаче сигнала от активированного комплекса BRI1-BAK1 к локализованным в ядре ферментам может играть цГМФ.

Сигнальные системы, включающие рецепторные комплексы с убиквитинлигазной активностью

Одним из уникальных молекулярных механизмов передачи сигналов, генерируемых ауксином, гиббереллинами и жасмонатами, является регуляция ими рецепторных комплексов, которые контролируют процесс модификации остатками убиквитина факторов транскрипции. Эти факторы блокируют экспрессию генов, зависимых от ауксина, гиббереллинов и жасмонатов. Модификация факторов транскрипции убиквитином вызывает их разрушение в протеасомах, что приводит к снятию ингибирующего влияния этих факторов на экспрессию генов и в конечном итоге определяет конечный ответ растительной клетки на действие фитогормона (Bishopp et al., 2006; Chow, McCourt, 2006).

Ауксин. Индол-3-уксусная кислота, или ауксин, структурный гомолог индолсодержащих гормонов млекопитающих, осуществляет регуляцию роста и развития растений, а на клеточном уровне контролирует движение клеток, их размер и форму (Woodward, Bartel, 2005; Teale et al., 2006). Уникальность ауксина заключается в том, что он может передвигаться сквозь различные ткани растения и осуществляет их согласованный ответ на внешние воздействия, выполняя, таким образом, интегративную функцию (Friml, 2003). В основе регуляторного действия ауксина лежит регуляция им экспрессии сотен генов, определяющих все важнейшие стороны жизнедеятельности растений.

У *A. thaliana* ауксин специфически взаимодействует с TIR1-белком и структурно родственными ему AFB-белками, которые относятся к семейству F-box-белков (рис. 5) (Dharmasiri et al., 2005). В N-концевой части TIR1/AFB-белков расположен F-box, в то время как центральная и C-концевая их части сформированы LRR-повторами (в TIR1 таких повторов 18). Как F-box, так и LRR-повто-

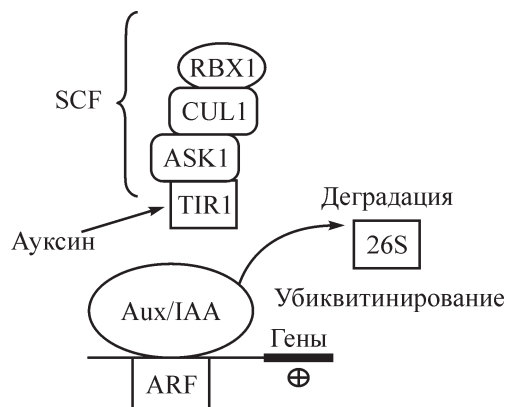


Рис. 5. Активируемые ауксином сигнальные пути у *Arabidopsis thaliana*.

SCF — комплекс белков, включающий в себя F-box-содержащий белок TIR1 (рецептор для ауксина), а также белки ASK1, куллин CUL1 и RBX1; Auh/IAA — репрессор транскрипции; 26S — 26S-протеасома; ARF — факторы транскрипции, зависимые от ауксина. Знак «⊕» — активация транскрипции генов.

ры вовлечены в формирование олигомерного SCF-комплекса, в состав которого наряду с TIR1/AFB-белком входят еще три белка — CUL1-белок, относящийся к семейству поддерживающих белков (scaffold), ASK1-белок, родственному семейству адапторных SKP1-белков, и RBX1-белок, содержащий кольцеобразный домен (Moon et al., 2004). SCF-комплекс наделен убиквитинлигазной активностью. Он модифицирует Auh/IAA-белки, относящиеся к семейству репрессоров транскрипции, которые блокируют экспрессию множества генов, контролируемых ауксином. Связываясь с TIR1-белком, ауксин повышает аффинность активированного им SCF-комплекса к Auh/IAA-белку, что приводит к запуску реакции модификации Auh/IAA-белка убиквитином, следствием чего является его ускоренная деградация в 26S-протеасоме. Таким образом, ауксин вызывает разрушение репрессора транскрипции и стимулирует экспрессию зависимых от него генов (Kepinski, 2007).

Определяющую роль в связывании ауксина играют LRR-повторы TIR1/AFB-белка, образующие карман, с которым с помощью гидрофобных взаимодействий, сил Ван-дер-Ваальса и водородных связей связывается молекула ауксина (Tan et al., 2007). После связывания ауксина внешняя часть кармана TIR1/AFB-белка начинает интенсивно взаимодействовать с Auh/IAA-белком с образованием прочного комплекса, вследствие чего ауксин называют молекулярным клеем. Одним из интригующих вопросов, связанных с передачей генерируемого ауксином сигнала, является то, что TIR1 и родственные ему белки обнаруживаются в основном в ядре, в то время как связывание с молекулой ауксина должно происходить на поверхности клетки. Предполагается, что TIR1-белок в свободном состоянии локализован в плазматической мембране, а после связывания с ауксином он транслоцируется к ретикулярной или ядерной мембране, где и ассоциирует с другими компонентами SCF-комплекса.

Гиббереллины представляют собой циклические дитерпены, которые синтезируются растениями из прекурсора геранилдифосфата. Гиббереллины влияют на все основные процессы роста и развития растений, включая созревание семян, рост стебля, развитие репродуктивных органов и чувствительность к свету (Olszewski et al.,

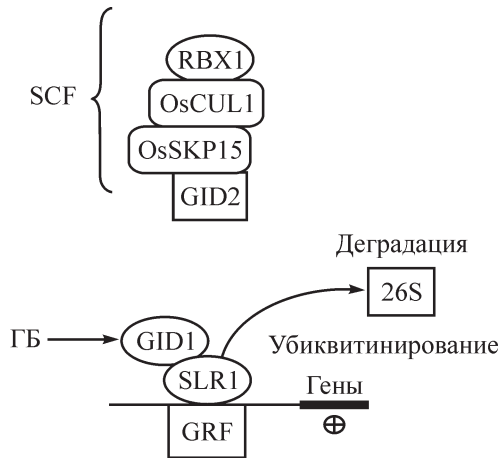


Рис. 6. Активируемые гиббереллинами сигнальные пути у риса *Oryza sativa*.

SCF — комплекс белков, включающий в себя F-бокс-содержащий белок GID2, а также OsSKP15-белок, родственник куллину OsCUL1-белок и RBX1-белок; ГБ — гиббереллин; GID1 — рецептор для гиббереллина; SLR1 — DELLA-белок, репрессор транскрипции; 26S — 26S-протеасома; GRF — факторы транскрипции, зависимые от гиббереллинов. Знак «⊕» — активация транскрипции генов.

2002). Следует, однако, отметить, что у некоторых растений гиббереллины либо отсутствуют, либо не играют существенной роли в их жизнедеятельности.

Функции рецепторов для гиббереллинов выполняет GID1-белок (gibberellin insensitive dwarf 1), кодируемый *gid1*-геном (Ueguchi-Tanaka et al., 2005). Мутанты с нокаутированным геном *gid1* не чувствительны к гиббереллинам. Важнейшей особенностью структуры GID1-белков является наличие HSL-домена, обладающего гомологией по отношению к гормоночувствительным липазам животных. Этот домен выполняет лишь рецепторные функции, специфически связывая молекулу гиббереллина, но лишен липазной активности, поскольку в его структуре отсутствуют ключевые для проявления такой активности АКО. При связывании с лигандом GID1-белок подвергается конформационным изменениям, что обеспечивает его взаимодействие со вторым компонентом запускаемой гиббереллинами сигнальной системы — DELLA-белком (у риса — SLR1-белком, относящимся к семейству DELLA-белков) (рис. 6). DELLA-белок блокирует экспрессию генов, контролируемых гиббереллинами, и является функциональным гомологом Aux/IAA-белка, ингибирующего экспрессию генов, контролируемых ауксином. Образование комплекса между гиббереллином, GID1-белком и DELLA-белком повышает аффинность DELLA-белка по отношению к GID2-белку, гомологу TIR1-белка, связывание которого с DELLA-белком приводит к деградации последнего. Инактивация DELLA-белка ведет к снятию его ингибирующего влияния на экспрессию контролируемых гиббереллинами генов, что в конечном итоге приводит к реализации широкого спектра клеточных ответов, регулируемых гиббереллинами (Griffiths et al., 2006; Hartweck, 2008).

Таким образом, основное различие в сигнальных каскадах, активируемых ауксином и гиббереллинами, состоит в том, что ауксин связывается с F-бокс-содержащим TIR1-белком, что повышает его аффинность к репрессорному Aux/IAA-белку, а гиббереллины связываются с GID1-белком, ассоциированным с репрессорным DELLA-белком, что повышает аффинность последнего к F-бокс-содержащему GID2-белку. Несмотря на такое раз-

личие, результат взаимодействия этих фитогормонов с рецепторными белками сходный, поскольку в обоих случаях наблюдаются инактивация репрессора вследствие его модификации убиквитином и запуск экспрессии генов. Необходимо также отметить, что протеолиз репрессоров транскрипции является одним из важнейших сигнальных механизмов у растений, который исключительно редко встречается у других организмов. Этот механизм является простым и реализуется с высокой скоростью, что отличает его от многокомпонентных сигнальных систем, активируемых этиленом, цитокининами и абсцизовой кислотой. В то же время существенным его недостатком является необратимость реакции протеолиза репрессорного белка, что делает такой механизм весьма затратным (Chow, McCourt, 2006).

Двухкомпонентная сигнальная система GID1-DELLA является эволюционно древней, поскольку гомологи GID1- и DELLA-белков обнаружены у мхов *Physcomitrella* (Bryophyte) и *Selaginella* (Lycophyte). При этом GID1- и DELLA-белки *Selaginella moellendorffii* способны функционально замещать соответствующие белки у риса, а DELLA-белок *Selaginella kraussiana* ингибирует рост у *A. thaliana* (Hirano et al., 2007; Yasumura et al., 2007). Показано также, что у мхов осуществляется синтез активных форм гиббереллинов, что свидетельствует о возникновении регулируемой этими фитогормонами сигнальной системы на ранних этапах эволюции растений.

Жасмонаты и системин. В начале 1980-х годов было обнаружено, что жасминовая кислота и ее метиловый эфир, которые синтезируются в растениях из ненасыщенных жирных кислот, ингибируют рост корней растений (Ueda, Kato, 1980; Dathe et al., 1981). По структуре жасмонаты сходны с простагландинами, в частности с простагландином E. Молекулярные механизмы действия жасмонатов на эффекторные системы клетки, как полагают, сходны с таковыми ауксина (Wasternack, 2007). Предполагается, что жасмонаты взаимодействуют с F-бокс-белком COI1, который входит в состав SCF-комплекса и структурно близок TIR1-белку (Xie et al., 1998). Через посредство COI1-белка контролируется активность множества факторов транскрипции, которые как позитивно, так и негативно регулируют экспрессию зависимых от жасмонатов генов (Lorenzo, Solano, 2005). Регуляция биосинтеза жасмонатов осуществляется сравнительно короткими пептидами системинами; у томата *Solanum nigrum* системин включает в себя 18 АКО, у *A. thaliana* системин АТРЕР1 имеет длину 23 АКО (Stenzel et al., 2003; Huffaker et al., 2006). Системин связывается с рецепторными белками, которые содержат LRR-повторы и сходны по структурно-функциональной организации с TIR1-белком, как это происходит и в случае жасмонатов, и через них регулируют активность ферментов, ответственных за синтез жасмонатов, в частности активность алленоксидсинтазы (Yamaguchi et al., 2006). Таким образом, жасмонаты и регулирующие их продукцию пептидные фитогормоны системин реализуют свое влияние на экспрессию генов через сходные сигнальные системы.

Сопряженные с гетеротримерными G-белками сигнальные системы

У многоклеточных и одноклеточных эукариот широко распространены сигнальные системы, в которых функцию сопрягающего компонента между опознающим

внешний сигнал рецептором серпантинного типа и эффекторным белком, ответственным за конечный ответ клетки, выполняет гетеротримерный G-белок. Однако еще сравнительно недавно считали, что у растений такие системы отсутствуют. Открытия последних лет заставили кардинально пересмотреть эту точку зрения. В настоящее время сопряженные с G-белками сигнальные системы и их компоненты обнаружены у нескольких видов растений. В наибольшей степени такие системы изучены у *A. thaliana* и гороха *Pisum sativum*, в геноме которых выявлены гены, кодирующие рецепторы серпантинного типа, гетеротримерные G-белки и регуляторные RGS-белки, являющиеся функциональными блоками сопряженных с G-белками сигнальных систем.

У *A. thaliana* имеется более 50 генов, кодирующих белки, которые по структурной организации сходны с рецепторами серпантинного типа животных и грибов и, следовательно, могут выполнять их функции. Большинство этих белков обладают высокой гомологией по отношению к одорантным рецепторам позвоночных животных. В структуре восьми из них идентифицированы участки, которые включают в себя молекулярные детерминанты, ответственные за функциональное взаимодействие с гетеротримерными G-белками (Gookin et al., 2008). В геноме *A. thaliana* также обнаружены гены, которые кодируют субъединицы, формирующие молекулу гетеротримерного G-белка: одну $G\alpha$ -(GPA1), одну $G\beta$ -(AGB1) и две $G\gamma$ -субъединицы (AGG1 и AGG2) (Ma et al., 1990; Weiss et al., 1994; Mason, Botella, 2000, 2001). Сходный набор субъединиц выявлен у риса *O. sativa* (Ishikawa et al., 1995, 1996; Iwasaki et al., 1997; Kato et al., 2004). Следует отметить, что в геноме животных и грибов, как правило, имеется много типов и подтипов $G\alpha$ -, $G\beta$ - и $G\gamma$ -субъединиц, что лежит в основе множественности изоформ G-белков. Это отличает хемосигнальные системы животных и грибов от таковых растений, у которых число комбинаций субъединиц очень ограничено. Так, у *A. thaliana* и риса, как и у большинства растений, возможны только два варианта гетеротримерных G-белков, различающихся $G\gamma$ -субъединицами. У ряда растений, в частности у представителей бобовых гороха *P. sativum* и сои *Glycine max*, выявлены два типа $G\alpha$ -субъединиц ($PsG\alpha 1$ и $PsG\alpha 2$ у гороха, SGA1 и SGA2 у сои), одна $G\beta$ -субъединица и две $G\gamma$ -субъединицы (Kim et al., 1995; Gotor et al., 1996; Marsh, Kaufman, 1999; Misra et al., 2007). Однако и в этом случае число комбинаций субъединиц может достигать лишь четырех.

Проведенный нами сравнительный анализ первичных структур GPA1 *A. thaliana* и $G\alpha$ -субъединиц *P. sativum*, *Solanum tuberosum*, *Phaseolus lunatus*, *S. lycopersicum*, *Lotus japonicus*, *G. max*, *Nicotiana tabacum*, *Lupinus luteus* и *Phaseolus vulgaris* выявил очень высокую степень их гомологии (83—86 % идентичности), в то время как при сравнении GPA1 *A. thaliana* и $G\alpha$ -субъединиц *O. sativa*, *Zea mays* и *Triticum aestivum* она была ниже (71—76 % идентичности). $G\alpha$ -субъединицы растений гомологичны и по отношению к $G\alpha$ -субъединицам G-белков животных, причем наиболее высокая степень гомологии характерна для участков G1—G5, вовлеченных в связывание ГТФ и ГТФазную активность (рис. 7). Так, например, при сравнении первичной структуры GPA1 *A. thaliana* с таковыми $G\alpha_{17}$ нематоды *Caenorhabditis elegans*, $G\alpha_0$ моллюска *Lymnaea stagnalis* и $G\alpha_{13}$ человека степень идентичности составила 36—38 %. Несколько ниже была гомология первичных структур $G\alpha$ -субъединиц растений и грибов.

Высокая гомология выявлена и при сравнении AGB1 *A. thaliana* с $G\beta$ -субъединицами других растений (рис. 8). В случае *S. tuberosum*, *P. sativum*, *N. tabacum* и *P. vulgaris* идентичность первичных структур составила 80—82 %, в случае *O. sativa*, *Z. mays*, *T. aestivum* и *Avena fatua* — 73—77 %. Гомология $G\beta$ -субъединиц растений по отношению к $G\beta$ -субъединицам животных и грибов была выражена примерно в одинаковой степени (рис. 8). Так, идентичность первичных структур AGB1 *A. thaliana* и $G\beta$ грибов *Aspergillus nidulans*, *Dictyostelium discoideum*, *Penicillium marneffeii*, *Ustilago maydis*, *Magnaporthe grisea*, *Fusarium oxysporum*, *Cryphonectria parasitica*, *Neurospora crassa* и *Coprinopsis cinerea* составила 47—48 %, в то время как идентичность первичных структур AGB1 *A. thaliana* и $G\beta$ животных, в частности $G\beta_1$ *C. elegans* и $G\beta_3$ человека, составила 44—47 %. Проведенный нами анализ WD-повторов $G\beta$ -субъединиц растений показал, что наиболее консервативными среди них являются WD2, WD5 и WD6, играющие ключевую роль во взаимодействии с другими субъединицами G-белков и эффекторными белками, в то время как менее важные в функциональном плане WD3 и WD4 более вариабельны по первичной структуре.

Полученные данные свидетельствуют о том, что основные детерминанты в $G\alpha$ - и $G\beta$ -субъединицах G-белков, ответственные за их взаимодействие с рецепторными и эффекторными белками, появились на самых ранних этапах эволюции эукариот и в той или иной степени сохранились у всех их представителей, в том числе у растений. Следовательно, и сигнальные системы, в которых G-белки выполняют функцию сопрягающего компонента, являются эволюционно древними и имеют сходную структурно-функциональную организацию у растений, грибов и животных. Более того, прототипы этих систем возникли еще на уровне прокариотических организмов (Шпаков, Перцева, 2008; Shpakov, Pertseva, 2008).

Первым среди рецепторов серпантинного типа *A. thaliana* был изучен рецептор GCR1, который обладает гомологией первичной структуры по отношению как к цАМФ-рецепторам амебы *Dictyostelium discoideum* (23—25 % идентичности), так и к рецепторам кальцитонина и серотонина позвоночных животных (Josefsson, Rask, 1997; Plakidou-Dymock et al., 1998). Показано, что GCR1 взаимодействует с α -субъединицей (GPA1) гетеротримерного G-белка, причем ключевую роль в этом взаимодействии, как и в большинстве других рецепторов серпантинного типа, играют его вторая и третья цитоплазматические петли (Pandey, Assmann, 2004). Во взаимодействие с G-белком также вовлечен расположенный в цитоплазме С-концевой домен GCR1, который в рецепторах серпантинного типа, как правило, выполняет регуляторные функции. Как известно, молекулярные детерминанты, ответственные в большинстве рецепторов серпантинного типа за взаимодействие с отрицательно заряженным С-концевым сегментом $G\alpha$ -субъединицы, представляют собой BBXXB и родственные им мотивы (B = Arg, Lys, His), обогащенные положительно заряженными АКО (Шпаков, 2002, 2003). Это справедливо и в отношении рецептора GCR1 *A. thaliana*, который имеет такие мотивы во второй (HRTVVKHK^{106–113}) и третьей (RMLRNARR^{187–194}) цитоплазматических петлях, а также в проксимальном к мембране участке С-концевого домена (RRAIHER^{276–282}).

Природа лиганда, который специфически связывается с рецептором GCR1, в настоящее время не выяснена. В то же время установлено, что через посредство GCR1 осу-

1	1	MSVSELKERHAVATETVNNLRDQLRQRLQLLDT-----DVARYSAAQGRTRVSGFAT
2	1	MSVAELKERHMAATQTVNDLREKLKQKRLQLLDT-----DVSGYAKRQGKSPVTFGPT
3	3	SVAELKEKHAATASVNSLRERLRQRQMLLDT-----DVERYSRTOGRTPVSNFPT
4	4	MSGEQMQAKITAARREAEGLKDKIRRRKDDLADT-----TLRDVAQNQTDALPRIGMK
5	3	SDISEKIQQARRDAESMKEQIRANRDVMNDTTLKTFTRDLPGLPKMEGKIKVR----
6	1	MSELDQLRQEAEQ----LKSQIREARKSANDT-----TLATVAS----NLEPIGRI
7	1	MSELEQLRQEAEQ----LRNQIRDARKACGDSTLTQITAGLDPVGRIQMRTR-----
		[WD1] [WD1] [WD2]
1	54	DLVCCRTLQGHGTGKVYSLDWTPEKNRIVSASQDGRILIVWNALTSQKTHAIKLPVAVMTC
2	54	DLVCCRILQGHGTGKVYSLDWTPEKNRIVSASQDGRILIVWNALTSQKTHAIKLPVAVMTC
3	55	DLVCCRTLQGHSGKVYSLDWTPEKNWIVSASQDGRILIVWNALTSQKTHAIKLPVAVMTC
4	57	PR---RTLKGHHLAKIYAMHWSTDRRHLSASQDGKLIWDAYTTNKVHAIPLRSSWVMT
5	66	-----RNLKGHHLAKIYAMHWAEDNVHLVSASQDGKLLVWDGLTTNKVHAIPLRSSWVMT
6	44	QMRTRRTLGRHLAKIYAMHWASDSRNLVSASQDGKLIWDSYTTNKVHAIPLRSSWVMT
7	49	-----RTLGRHLAKIYAMHWGTDNRLLVSASQDGKLIWDSYTTNKVHAIPLRSSWVMT
		[WD2] [WD3]
1	114	AFSPNGQSVACGGLDSVCSIFLSSTADKDGTVPVSRMLTGHRGYVSCCQYVFNEDAHLI
2	114	AFSPSGQSVACGGLDSACSI FNLNSPIDKDG IHPVSRMLSGHKGYVSSCQYVPDEDTHLI
3	115	AFAPNGQLVACGGLDSACSI FNLNSQADRDGNI PVSRIITGHKGYVSSCQYVPDQETRLI
4	114	AYAPSGNYVACGGLDNICSIYNLSS---REGPTRVARELSGHSGLSCCRFI--NDRRII
5	111	AYSPTANFVACGGLDNICSIYNLRS---REQPIRVCRELNSHTGYLSCCRFL--NDRQIV
6	104	AYAPSGSFFVACGGLDNICSIYSLKT---REGNVRVSRELPGHTGYLSCCRFL--DDNQIV
7	104	AYAPSGNFVACGGLDNICSIYSLKT---REGNVRVSRELPGHTGYLSCCRFL--DDNQII
		[WD3] [WD4]
1	174	TSSGDQTCILWDVTTGLKTSVFGGEFQSGHTADVLSVSI SGNPNW--FISGSCDSTARL
2	174	TSSGDQTCVLWDITTTGLRTSVFGGEFQSGHTADVLSVSI SSSNPKL--FVSGSCDSTARL
3	175	TSSGDQTCVLWDVTTGQRISIFGGEFQSGHTADVLSLSINSSNSNM--FVSGSCDATVRL
4	169	TSSGDMTCMLWDIESGSKVTEF-----ADHLGDVMSISINPTNQNI--FVSGACDAFAKL
5	166	TSSGDMTCILWDVENGTKITEF-----SDHNGDVMSVSVS-PDKNY--FISGACDATAKL
6	159	TSSGDMTCALWDIETGQQCTAF-----TGHTGDVMSLSLS---PDFRTFISGACDASAKL
7	159	TSSGDTTALWDIETGQQTVGF-----AGHSGDVMSLSLA-PDGRT--FVSGACDASIKL
		[WD4] [WD5] [WD5]
1	232	WDTRAASRAVRTFHGHEGDVNTVKFFPDG YRFGTGSDDGTCRLYDIRTGHQLQVY--QP-
2	232	WDRVASRAQRTFHGHESDVNTVKFFPDGNRFGTGSDDGSCRLFDIRTGHQLQVYN-QP-
3	233	WDIRIASRAVRTYHGHEDINSVKFFPDGQRFGTGSDDGTCRLFDVRTGHQLQVYSREPD
4	221	WDIRTG-KAVQTFAGHESDINAIQFFPDGNAFGTGSDDTTTCRLFDIRADRSLNTY-----
5	217	WDLRSG-KCVQTFTGHEADINAVQYFPNGLSFGTGSDDASCRFLDIRADRELMQYT-----
6	210	WDIRDG-MCKQTFPGHESDINAVAFFPSGNAFATGSDDATCRLFDIRADQELAMYS-----
7	210	WDVDR-DSMCRQTFIGHESDINAVAFFPNGYAFTTGSDDATCRLFDLRADQELMYS-----
		[WD6] [WD6] [WD7]
1	289	HGDGENGPVTSIAFVSVSGRLLFAGYASNNTCYVWDTLLGEVVLVLDLGLQDQSHRNRISCLG
2	290	HGDGDI PHVTSMAF S I SGRLLFVGY-SNGDCYVWDTLLAKVVLNLGVSQNSHEGRISCLG
3	293	RNDNELPTVTSIAF S I SGRLLFAGY-SNGDCYVWDTLLAEVVLNLGNLQNSHEGRISCLG
4	276	QSDQILCGITSVGFVSGRLLFAGY-DDFECKVWDVLRGDKVGSLS----GHENRVSCLG
5	273	HDNILCG-ITSVGF S FSGRFLFAGY-DDFTCNVWDTLKGERVLSLT----GHGNRVSCLG
6	266	HDNIICG-ITSVAF S KSGRLLFAGY-DDFN CNVWDSMRQERAGVLA----GHDNRVSCLG
7	266	HDNIICG-ITSVAF S RSGRLLLAGY-DDFN CN IWDAMKGDRAVLA----GHDNRVSCLG
		[WD7]
1	349	LSADGSALCTGSWDSNLKIWAFGGHRRVI 377
2	349	LSADGSALCTGSWDTNLKIWAFGGHRSVV 377
3	352	LSSDGSALCTGSWDKNLKIWAFSGHRKIV 380
4	331	VSNDGISLCTGSWDSLLKVVAV 352
5	327	VPTDGMALCTGSWDSLLKIWA 347
6	320	VTEDGMAVCTGSWDSFLKIW 339
7	320	VTDDGMAVATGSWDSFLKIW 339

Рис. 8. β -Субъединицы G-белков растений в сравнении с их гомологами у грибов и животных.

1 — AGB1 *Arabidopsis thaliana* (P49177.1); 2 — GB1 *Solanum tuberosum* (P93563.1); 3 — GB1 *Oryza sativa* (Q40687.1); 4 — β -субъединица *Aspergillus nidulans* (XP_657685.1); 5 — β -субъединица *Dictyostelium discoideum* (P36408.1); 6 — β_1 -субъединица *Caenorhabditis elegans* (P17343.2); 7 — β_2 -субъединица человека (P62879.3).

ществляется негативная регуляция сигнальных каскадов, запускаемых абсцизовой кислотой и сфингозин-1-фосфатом, поскольку для мутантов *A. thaliana* с нокаутированным геном *GCR1* характерна гиперчувствительность к этим фитогормонам. Следует отметить, что абсцизовая кислота ответственна за регуляцию роста и развития растительных клеток, определяет их ответ на стрессовые воздействия внешней среды (Jones, 2002). Она структурно близка ретиноевой кислоте, которая играет роль сигнальной молекулы у животных. Сфингозин-1-фосфат в свою очередь выполняет функцию вторичного посредника в сигнальных путях, контролируемых абсцизовой кислотой, но при этом может играть роль самостоятельного внешнего сигнала, действующего на расположенные в мембране рецепторы (Coursol et al., 2003; Worrall et al., 2003; Pandey, Assmann, 2004). Показано также, что одной из мишеней включающего в себя *GCR1* и *GPA1* сигнального каскада является фосфолипаза C, через посредство которой осуществляется регуляция синтеза ДНК (Apone et al., 2003).

Сравнительно недавно у *A. thaliana* был выявлен и охарактеризован рецептор *GCR2* для абсцизовой кислоты, который кодируется геном *GCR2* и, подобно *GCR1*, сопряжен с гетеротримерным G-белком — *GPA1*(α)-*AGB1*(β)-*AGG1*(γ) (Liu et al., 2007). Нокаут гена *GCR2* приводит к потере мутантными клетками чувствительности к абсцизовой кислоте, блокированию экспрессии генов, активируемых через зависимые от нее сигнальные каскады, и нарушению физиологических процессов, контролируемых абсцизовой кислотой, таких как прорастание семян, потеря воды листьями и др. (Liu et al., 2007). Абсцизовая кислота специфично связывается с рецептором *GCR2* со значением K_d 20 нМ, что соответствует физиологическим концентрациям этого фитогормона у растений. Взаимодействие является стереоспецифичным — оно наблюдается только для биологически активной (+)-абсцизовой кислоты. Связывание рецептора *GCR2* с абсцизовой кислотой приводит к активации G-белка и диссоциации его на *GPA1*-субъединицу и $\beta\gamma$ -димер, которые регулируют функциональную активность эффекторных белков, в том числе калиевых каналов и фосфолипазы D. Взаимодействие с G-белком, как и в случае *GCR1*, осуществляется с помощью третьей цитоплазматической петли и C-концевого домена рецептора *GCR2*, в то время как N-концевая часть молекулы рецептора в таком взаимодействии не участвует. Так, обнаружено, что укороченная форма рецептора, включающая в себя только C-концевую его часть (последовательность 290—401), способна связываться с *GPA1*-субъединицей и стимулировать ее активность, в то время как укороченный рецептор, лишенный последовательности 290—401, с G-белком не взаимодействует. Следует также отметить, что участки взаимодействия фосфолипазы *Dx1* с *GPA1*-субъединицей включают в себя DRY-мотивы, которые являются ключевыми для взаимодействия с G-белками в молекулах рецепторов и локализованы на границе их второй цитоплазматической петли и третьего трансмембранного участка (Zhao, Wang, 2004). Эти данные подтверждают выдвинутую нами ранее гипотезу о гомологии молекулярных детерминант, ответственных за взаимодействие с G-белками, в рецепторах серпантинного типа и эффекторах (ферментах-генераторах вторичных посредников и ионных каналах), функционально сопряженных с G-белками (Shpakov, Pertseva, 2007).

У гороха *P. sativum*, как и у *A. thaliana*, обнаружены все основные компоненты сопряженного с G-белками

сигнального каскада, включая рецептор серпантинного типа *PsGPCR* и все три разновидности субъединиц G-белков — *PsG α 1*, *PsG β* и *PsG γ* (Marsh, Kaufman, 1999; Misra et al., 2007). Обнаружено, что взаимодействие активированного лигандом рецептора *PsGPCR* с *PsG α 1*-субъединицей приводит к ее высвобождению из комплекса с *PsG β* -*PsG γ* -димером и обеспечивает взаимодействие *PsG α 1* с кальцийсвязывающим доменом фосфолипазы *C δ* . *PsG β* -субъединица также участвует во взаимодействии с фосфолипазой *C δ* , но мишенью ее действия являются другие участки молекулы фермента (Misra et al., 2007). Связывание с фосфолипазой *C δ* стимулирует ГТФазную активность *PsG α 1*, что ведет к ее возвращению в неактивное, ГДФ-связанное, состояние и вызывает ассоциацию *PsG α 1* с *PsG β* -*PsG γ* -димером с образованием гетеротримерного G-белка. Показано, что активируемые через посредство *PsGPCR*-рецептора *PsG α 1*-субъединица и *PsG β* -*PsG γ* -димер участвуют в ответе растения на абиотический стресс, который вызван повышением температуры, повышением концентрации соли или обработкой перекисью водорода. При этом *PsG α 1*-субъединица вовлечена в ответ на все перечисленные выше стрессовые воздействия, в то время как *PsG β* -*PsG γ* -димер обеспечивает устойчивость растения к повышению температуры.

Несмотря на то что компоненты сопряженных с G-белками хемосигнальных систем выявлены не только у *A. thaliana* и *P. sativum*, но и у ряда других растений, структурно-функциональная организация таких систем у них не установлена. В геноме риса *O. sativa* и тополя *Populus trichocarpa* выявлено соответственно по 9 и 11 генов, кодирующих рецепторы серпантинного типа, имеющих молекулярные детерминанты, потенциально способные взаимодействовать с G-белками (Gookin et al., 2008). У многих растений выявлены G-белки и установлена их роль в регуляции важнейших физиологических и биохимических процессов (Jones, Assmann, 2004; Perfus-Barbeoch et al., 2004; Assmann, 2005; McCudden et al., 2005; Temple, Jones, 2007; Chen, 2008). Эти данные указывают на то, что и у большинства (если не у всех) растений имеются сопряженные с G-белками сигнальные системы, активируемые фитогормонами, в том числе абсцизовой кислотой, которая является универсальным регулятором их роста и развития.

Заключение

Несмотря на значительный прогресс, достигнутый в изучении хемосигнальных систем растений, их организация и молекулярные механизмы функционирования исследованы недостаточно. Рассмотрим некоторые актуальные проблемы, касающиеся сигнальной трансдукции в клетках растений, которые еще предстоит решить.

Первая проблема состоит в том, что в настоящее время известно сравнительно мало сигнальных молекул, выполняющих функции гормонов и гормоноподобных веществ у растений. Их реальное число должно быть существенно больше, на что, в частности, указывает значительное число рецепторных белков, идентифицированных в геномах растений. Так, в геноме *A. thaliana* выявлено свыше 50 генов, кодирующих интегральные белки, которые по топологии в мембране и структурно-функциональной организации близки сопряженным с G-белками рецепторам серпантинного типа животных и

грибов, и только для одного из них известен лиганд — абсцизовая кислота. В геномах риса *O. sativa* и тополя *P. trichocarpa* обнаружено соответственно 9 и 11 генов, которые, как полагают, кодируют сопряженные с G-белками рецепторы, но остается невыясненным, какие сигнальные молекулы с ними взаимодействуют. Несколько лучше обстоит дело с рецепторными гистидинкиназами, выполняющими функцию сенсора в двухкомпонентных сигнальных системах растений. В общей сложности в геноме *A. thaliana* имеется 16 рецепторных гистидинкиназ, в геноме *O. sativa* — 14 (Hwang et al., 2002; Pareek et al., 2006). Для 8 рецепторных гистидинкиназ *A. thaliana* идентифицированы лиганды (цитокинины, этилен), 5 являются фоторецепторами, которые активируются квантами света, и еще 1 функционирует как осмосенсор, чувствительный к изменениям концентрации осмолитов во внешней среде. Для 2 рецепторных гистидинкиназ *A. thaliana* природа сигнала не выяснена. Однако даже в отношении рецепторных гистидинкиназ, для которых лиганд выявлен, остается немало вопросов. Так, предполагается, что этилен, который специфически связывается с рецепторными гистидинкиназами ETR1, ETR2, EIN4, ERS1 и ERS2 и ингибирует их активность, является для них вторичным сигналом. Наряду с ним могут существовать другие сигнальные молекулы (первичные сигналы), такие как глюкоза или родственные ей моносахариды, которые стимулируют эти гистидинкиназы (Yanagisawa et al., 2003). Природа сигналов, действие которых реализуется через рецепторные гистидинкиназы у риса *O. sativa*, пока не выяснена. Основываясь на высокой гомологии первичных структур рецепторных гистидинкиназ *A. thaliana* и *O. sativa*, предполагается, что активность рецепторных гистидинкиназ риса также может регулироваться цитокининами, этиленом, светом и осмолитами, однако это еще требует экспериментальных доказательств. Нет никакой информации о лигандах, которые связываются с другими сенсорными белками — рецепторными серин-треониновыми протеинкиназами и многочисленными интегральными белками, которые содержат функциональные домены, ответственные за связывание сигнальных молекул (например, GAF-домен) и за ферментативную активность рецепторов (например, CHASE-домен). Исключение составляют рецепторные серин-треониновые протеинкиназы *A. thaliana*, с которыми специфически связываются браassinостероиды.

Вторая проблема заключается в том, что не всегда ясны локализация рецепторных белков в растительной клетке и то, каким образом сигнал с активированного фитогормоном рецептора передается к регуляторам генной транскрипции, локализованным в ядре клетки. Так, несмотря на высокую гомологию на уровне первичной структуры и структурно-функциональной организации, одни рецепторные гистидинкиназы (рецепторы цитокининов) локализованы в плазматической мембране, другие (рецепторы этилена) — в ретикулярной мембране, в то время как фитохромы представляют собой цитозольные белки. В то же время в отношении рецепторов этилена не исключено, что их связывание с лигандами, которые отличаются от этилена, происходит на поверхности клетки, а в дальнейшем активированные рецепторы транслоцируются внутрь клетки, где и подвергаются ингибирующему воздействию этилена (Gray, 2004). Еще больше вопросов возникает в отношении локализации рецепторных белков

для ауксина, гиббереллинов и жасмонатов, тем более что эти белки, вероятно, не содержат трансмембранных доменов. Регулируемые этими фитогормонами SCF-комплексы, которые в случае ауксина и жасмонатов включают в себя рецепторные белки TIR1 и COI1, а в случае гиббереллинов взаимодействуют с рецепторным GID1-белком, локализованы внутри клетки. При этом непонятно, каким образом ауксин, гиббереллины и жасмонаты проникают внутрь клетки, тем более что их химическая структура исключает возможность свободного проникновения через плазматическую мембрану в отсутствие специально предназначенных для этой цели рецепторных комплексов. Возможно, что связывание происходит в плазматической мембране, а в дальнейшем активированный фитогормоном SCF-комплекс или функционально связанные с ним белки транслоцируются внутрь клетки, к ядерной мембране. Не выяснен механизм, по которому сигнал с SCF-комплекса передается к регуляторам транскрипции, локализованным внутри клеточного ядра.

Немало вопросов возникает в связи с открытием у растений сопряженных с G-белками сигнальных систем. Во-первых, только для 2 из 50 рецепторов серпантинного типа, идентифицированных у *A. thaliana*, доказано их функциональное сопряжение с G-белками. В отношении остальных рецепторов, которые располагают молекулярными детерминантами, гомологичными тем, которые ответственны за взаимодействие с G-белками у животных и грибов, взаимодействие с G-белками еще предстоит изучить. Во-вторых, у растений выявлено сравнительно мало типов субъединиц, формирующих G-белки, — одна или две $G\alpha$ -, одна $G\beta$ - и, как правило, две $G\gamma$ -субъединицы, что предполагает не более 4 типов G-белков. Для сравнения у млекопитающих имеется более 23 типов и подтипов $G\alpha$ -субъединиц, 6 типов $G\beta$ -субъединиц и 12 типов $G\gamma$ -субъединиц, что предполагает большое разнообразие G-белков и контролируемых ими сигнальных каскадов. В этой связи следует отметить, что у грибов число типов $G\alpha$ -субъединиц, как правило, не превышает 4. Исключение составляет амеба (слизевой гриб) *D. discoideum*, у которого выявлено 12 типов $G\alpha$ -субъединиц. У большинства грибов имеется всего по одной $G\beta$ - и одной $G\gamma$ -субъединице. Таким образом, по набору субъединиц G-белков растения ближе к грибам. При этом у большинства грибов число генов, кодирующих рецепторы серпантинного типа, составляет от 10 до 50, что сопоставимо с числом таких генов у растений. Причины подобной «экономии» на уровне гетеротримерных G-белков до конца не выяснены. С одной стороны, это позволяет сконцентрировать действие различных сигнальных импульсов на регуляции небольшого числа жизненно важных эффекторных систем растительной клетки, с другой — резко ограничивает спектр действия фитогормонов. Вероятно, у растений ключевую роль в передаче гормональных сигналов играют двухкомпонентные сигнальные системы, в то время как сопряженные с G-белками сигнальные системы охватывают сравнительно узкий круг гормонов, что делает системы сигнальной трансдукции растений ближе к таковым грибов и заметно отличает их от сигнальных систем животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда содействия отечественной науке и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 09-04-00672а).

Список литературы

- Шпаков А. О. 2002. Молекулярные детерминанты в рецепторах серпантинного типа, ответственные за их функциональное сопряжение с гетеротримерными G-белками. Цитология. 44 : 242—258.
- Шпаков А. О. 2003. Участие заряженных аминокислотных остатков цитоплазматических петель серпантинного типа в процессе передачи гормонального сигнала. Журн. эволюц. биохим. физиол. 38 : 205—217.
- Шпаков А. О., Перцева М. Н. 2008. Системы сигнальной трансдукции прокариот. Журн. эволюц. биохим. физиол. 44 : 113—130.
- Apone F., Alyeshmerni N., Wiens K., Chalmers D., Chrispels M. J., Colucci G. 2003. The G-protein-coupled receptor GCR1 regulates DNA synthesis through activation of phosphoinositol-specific phospholipase C. *Plant Physiol.* 133 : 571—579.
- Assmann S. M. 2005. G proteins go green: a plant G protein signaling FAQ sheet. *Science.* 310 : 71—73.
- Belkhadir Y., Chory J. 2006. Brassinosteroid signaling: a paradigm for steroid hormone signaling from the cell surface. *Science.* 314 : 1410—1411.
- Bishopp A., Mahonen A. P., Helariutta Y. 2006. Sings of change: hormone receptors that regulate plant development. *Development.* 133 : 1857—1869.
- Cancel J. D., Larsen P. B. 2002. Loss-of-function mutations in the ethylene receptor ETR1 cause enhanced sensitivity and exaggerated response to ethylene in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 129 : 1557—1567.
- Chang C. 2003. Ethylene signaling: the MAPK module has finally landed. *Trends Plant Sci.* 8 : 365—368.
- Chen J. G. 2008. Heterotrimeric G-proteins in plant development. *Front. Biosci.* 13 : 3321—3333.
- Chow B., McCourt P. 2006. Plant hormone receptors: perception is everything. *Genes Develop.* 20 : 1998—2008.
- Clack T., Mathews S., Sharrock R. A. 1994. The phytochrome protein family in *Arabidopsis* is encoded by five genes: the sequences and expression of PHYD and PHYE. *Plant Mol. Biol.* 25 : 413—427.
- Coursol S., Fan L. M., Le Stunff H., Spiegel S., Filroy S., Assmann S. M. 2003. Sphingolipid signalling in *Arabidopsis* guard cells involves heterotrimeric G proteins. *Nature.* 423 : 651—654.
- Dathe W., Ronsch H., Preiss A., Schade W., Sembdner G., Schreiber K. 1981. Endogenous plant hormones of the broad bean, *Vicia faba* L. (–)-jasmonic acid, a plant growth inhibitor in pericarp. *Planta.* 155 : 530—535.
- Dharmasiri N., Dharmasiri S., Weijers D., Lechner E., Yamada M., Hobbie L., Ehrismann J. S., Jurgens G., Estelle M. 2005. Plant development is regulated by a family of auxin receptor F box proteins. *Develop. Cell.* 9 : 109—119.
- Friml J. 2003. Auxin transport — shaping the plant. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6 : 7—12.
- Gendron J. M., Wang Z. Y. 2007. Multiple mechanisms modulate brassinosteroid signalling. *Curr. Opin. Plant Biol.* 10 : 436—441.
- Gookin T. E., Kim J., Assmann S. M. 2008. Whole proteome identification of plant candidate G-protein coupled receptors in *Arabidopsis*, rice, and poplar: computational prediction and *in-vivo* protein coupling. *Genome Biol.* 9 : R120.
- Gotor C., Lam E., Cejudo F. J., Romero L. C. 1996. Isolation and analysis of the soybean SGA2 gene (cDNA), encoding a new member of the plant G-protein family of signal transducers. *Plant Mol. Biol.* 32 : 1227—1234.
- Gray W. M. 2004. Hormonal regulation of plant growth and development. *PLoS Biol.* 2 : e311.
- Griffiths J., Murase K., Rieu I., Zentella R., Zhang Z. L., Powers S. J., Gong F., Phillips A. L., Hedden P., Sun T. P., Thomas S. G. 2006. Genetic characterization and functional analysis of the GID1 gibberellin receptors in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 18 : 3399—3414.
- Hartweck L. M. 2008. Gibberellin signaling. *Planta.* 229 : 1—13.
- Higuchi M., Pischke M. S., Mahonen A. P., Miyawaki K., Hashimoto Y., Seki M., Kobayashi M., Shinozaki K., Kato T., Tabata S. 2004. In plant functions of the *Arabidopsis* cytokinin receptor family. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 101 : 8821—8826.
- Hirano K., Nakajima M., Asano K., Nishiyama T., Sakakibara H., Kojima M., Katoh E., Xiang H., Tanahashi T., Hasebe M., Banks J. A., Ashikari M., Kitano H., Ueguchi-Tanaka M., Matsuo-ka M. 2007. The GID1-mediated gibberellin perception mechanism is conserved in the Lycophyte *Selaginella moellendorffii* but not in the Bryophyte *Physcomitrella patens*. *Plant Cell.* 19 : 3058—3079.
- Huffaker A., Pearce G., Ryan C. A. 2006. An endogenous peptide signal in *Arabidopsis* activates components of the innate immune response. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 103 : 10 098—10 103.
- Hwang I., Chen H. C., Sheen J. 2002. Two-component signal transduction pathways in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 129 : 500—515.
- Inoue T., Higuchi M., Hashimoto Y., Seki M., Kobayashi M., Kato T., Tabata S., Shinozaki K., Kakimoto T. 2001. Identification of CRE1 as a cytokinin receptor from *Arabidopsis*. *Nature.* 409 : 1060—1063.
- Ishikawa A., Iwasaki Y., Asahi T. 1996. Molecular cloning and characterization of a cDNA for the β subunit of a G protein from rice. *Plant Cell. Physiol.* 37 : 223—228.
- Ishikawa A., Tsubouchi H., Iwasaki Y., Asahi T. 1995. Molecular cloning and characterization of a cDNA for the α -subunit of a G protein from rice. *Plant Cell. Physiol.* 36 : 353—359.
- Iwasaki Y., Kato T., Kaidoh T., Ishikawa A., Asahi T. 1997. Characterization of the putative α subunit of a heterotrimeric G protein in rice. *Plant Mol. Biol.* 34 : 563—572.
- Jones A. M. 2002. G-protein-coupled signaling in *Arabidopsis*. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5 : 402—407.
- Jones A. M., Assmann S. M. 2004. Plants: the latest model system for G-protein research. *EMBO Rep.* 5 : 572—578.
- Josefsson L. G., Rask L. 1997. Cloning of a putative G-protein-coupled receptor from *Arabidopsis thaliana*. *Eur. J. Biochem.* 249 : 415—420.
- Kato C., Mizutani T., Tamaki H., Kumagai H., Kamiya T., Hirobe A., Fujisawa Y., Kato H., Iwasaki Y. 2004. Characterization of heterotrimeric G protein complexes in rice plasma membrane. *Plant J.* 38 : 320—331.
- Kepinski S. 2007. The anatomy of auxin perception. *BioEssays.* 29 : 953—956.
- Kim W. Y., Cheong N. E., Lee D. C., Je D. Y., Bahk J. D., Cho M. J., Lee S. Y. 1995. Cloning and sequencing analysis of a full-length cDNA-encoding a G-protein α -subunit, SGA1, from soybean. *Plant Physiol.* 108 : 1315—1316.
- Kinoshita T., Cano-Delgado A., Seto H., Hiranuma S., Fujio-ka S., Yoshida S., Chory J. 2005. Binding of brassinosteroids to the extracellular domain of plant receptor kinase BRI1. *Nature.* 433 : 167—171.
- Krall L., Reed J. W. 2000. The histidine kinase-related domain participates in phytochrome B function but is dispensable. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 97 : 8169—8174.
- Kwezi L., Meier S., Mungur L., Ruzvidzo O., Irving H., Gehring C. 2007. The *Arabidopsis thaliana* brassinosteroid receptor (AtBRI1) contains a domain that functions as a guanylyl cyclase *in vitro*. *PLoS ONE.* 2 : e449.
- Liu X., Yue Y., Li B., Nie Y., Li W., Wu W. H., Ma L. 2007. A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid. *Science.* 315 : 1712—1716.
- Lorenzo O., Solano R. 2005. Molecular players regulating the jasmonate signaling network. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8 : 532—540.
- Ma H., Yanofsky M. F., Meyerowitz E. M. 1990. Molecular cloning and characterization of GPA1, a G protein α subunit gene from *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 87 : 3821—3825.
- Mahonen A. P., Bishopp A., Higuchi M., Nieminen K. M., Kinoshita K., Tormakangas K., Ikeda Y., Oka A., Kakimoto T., Helariutta Y. 2006. Cytokinin signaling and its inhibitor AHP6 regulate cell fate during vascular development. *Science.* 311 : 94—98.
- Marsh J. F., Kaufman L. S. 1999. Cloning and characterization of PGA1 and PGA2: two G protein α -subunits from pea that pro-

- mote growth in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Plant J.* 19 : 237—247.
- Mason M. G., Botella J. R. 2000. Completing the heterotrimer: isolation and characterization of an *Arabidopsis thaliana* G protein γ -subunit cDNA. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 97 : 14 784—14 788.
- Mason M. G., Botella J. R. 2001. Isolation of a novel G-protein γ -subunit from *Arabidopsis thaliana* and its interaction with G β . *Biochim. biophys. acta.* 1520 : 147—153.
- McCudden C. R., Hains M. D., Kimple R. J., Siderovski D. P., Willard F. S. 2005. G-protein signaling: back to the future. *Cell. Mol. Life Sci.* 62 : 551—577.
- Misra S., Wu Y., Venkataraman G., Sopory S.K., Tuteja N. 2007. Heterotrimeric G-protein complex and G-protein-coupled receptor from a legume (*Pisum sativum*): role in salinity and heat stress and cross-talk with phospholipase C. *Plant J.* 51 : 656—669.
- Moon J., Parry G., Estelle M. 2004. The ubiquitin-proteasome pathway and plant development. *Plant Cell.* 16 : 3181—3195.
- Olszewski N., Sun T. P., Gubler F. 2002. Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathways. *Plant Cell.* 14 : 61—80.
- Pandey S., Assmann S. M. 2004. The *Arabidopsis* putative G protein-coupled receptor GCR1 interacts with the G protein α subunit GPA1 and regulates abscisic acid signaling. *Plant Cell.* 16 : 1616—1632.
- Pareek A., Singh A., Kumar M., Kushwaha H. R., Lynn A. M., Singla-Pareek S. L. 2006. Whole-genome analysis of *Oryza sativa* reveals similar architecture of two-component signaling machinery with *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 142 : 380—397.
- Perfus-Barbeoch L., Jones A. M., Assmann S. M. 2004. Plant heterotrimeric G protein function: insights from *Arabidopsis* and rice mutants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7 : 719—731.
- Plakidou-Dymock S., Dymock D., Hooley R. 1998. A higher plant seven-transmembrane receptor that influences sensitivity to cytokinins. *Curr. Biol.* 8 : 315—324.
- Riefler M., Novak O., Strnad M., Schumling R. D. 2006. *Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism. *Plant Cell.* 18 : 40—54.
- Rodriguez F. I., Esch J. J., Hall A. E., Binder B. M., Schaller G. E., Bleeker A. B. 1999. A copper cofactor for the ethylene receptor ETR1 from *Arabidopsis*. *Science.* 283 : 996—998.
- Sharrock R. A., Quail P. H. 1989. Novel phytochrome sequences in *Arabidopsis thaliana*: structure, evolution, and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family. *Genes Develop.* 3 : 1745—1757.
- Shpakov A. O., Pertseva M. N. 2007. The peptide strategy as a novel approach to the study of G protein-coupled signaling systems. In: *Signal Transduction Research Trends*. (Ed. N. O. Grachevsky). Nova Sci. Publ., Inc. 45—93.
- Shpakov A. O., Pertseva M. N. 2008. Signaling systems of lower eukaryotes and their evolution. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 269 : 151—282.
- Smith H. 2000. Phytochromes and light signal perception by plants: an emerging synthesis. *Nature.* 407 : 585—591.
- Stenzel I., Hause B., Maucher H., Pitzschke A., Miersch O., Ziegler J., Ryan C., Wasternack C. 2003. Alene oxide cyclase dependence of the wound response and vascular bundle specific generation of jasmonates in tomato — amplification in wound signalling. *Plant J.* 33 : 577—589.
- Suzuki T., Imamura A., Ueguchi C., Mizuno T. 1998. Histidine-containing phosphotransfer (Hpt) signal transducers implicated in His-to-Asp phosphorelay in *Arabidopsis*. *Plant Cell. Physiol.* 39 : 1258—1268.
- Suzuki T., Sakurai K., Ueguchi C., Mizuno T. 2001. Two types of putative nuclear factors that physically interact with histidine-containing phosphotransfer (Hpt) domains, signaling mediators in His-to-Asp phosphorelay, in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell. Physiol.* 42 : 37—45.
- Tan X., Calderon-Villalobos L. I., Sharon M., Zheng C., Robinson C. V. 2007. Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase. *Nature.* 446 : 640—645.
- Teale W. D., Paponov I. A., Palme K. 2006. Auxin in action: signaling, transport and the control of plant growth and development. *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.* 7 : 847—859.
- Temple B. R., Jones A. M. 2007. The plant heterotrimeric G-protein complex. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58 : 249—266.
- Veda J., Kato J. 1980. Isolation and identification of a senescence-promoting substance from wormwood (*Artemisia absinthium* L.). *Plant Physiol.* 66 : 246—249.
- Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Nakajima M., Itoh H., Katoh E., Kobayashi M., Chow T. Y., Hsing Y. I., Kitano H., Yamaguchi I., Matsuoka M. 2005. GIBBERELLINE INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature.* 437 : 693—698.
- Urao T., Yakubov B., Satoh R., Yamaguchi-Shinozaki K., Seki M., Hirayama T., Shinozaki K. 1999. A transmembrane hybrid-type histidine kinase in *Arabidopsis* functions as an osmosensor. *Plant Cell.* 11 : 1743—1754.
- Wang X., Chory J. 2006. Brassinosteroids regulate dissociation of BKI1, a negative regulator of BRI1 signaling, from the plasma membrane. *Science.* 313 : 1118—1122.
- Wang X., Goshe M. B., Soderblom E. J., Phinney B. S., Kuchar J. A., Li J., Asami T., Yoshida S., Huber S. C., Clouse S. D. 2005a. Identification and functional analysis of *in vivo* phosphorylation sites of the *Arabidopsis* BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE-1 receptor kinase. *Plant Cell.* 17 : 1685—1703.
- Wang X., Li X., Meisenhelder J., Hunter T., Yoshida S., Asami T., Chory J. 2005b. Autoregulation and homodimerization are involved in the activation of the plant steroid receptor BRI1. *Development.* 132 : 855—865.
- Wasternack C. 2007. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann. Botany.* 100 : 681—697.
- Weiss C. A., Garnaat C. W., Mukai K., Hu Y., Ma H. 1994. Isolation of cDNAs encoding guanine nucleotide-binding protein β -subunit homologous from maize (ZGB1) and *Arabidopsis* (AGB1). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 91 : 9554—9558.
- Woodward A. W., Bartel B. 2005. Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann. Botany.* 95 : 707—735.
- Worrall D., Ng C. K., Hetherington A.M. 2003. Sphingolipids, new players in plant signaling. *Trends Plant Sci.* 8 : 317—320.
- Xie D. X., Feys B. F., James S., Nieto-Rostro M., Turner J. G. 1998. COI1: an *Arabidopsis* gene required for jasmonate-regulated defense and fertility. *Science.* 280 : 1091—1094.
- Yamaguchi Y., Pearce G., Ryan C. A. 2006. The cell surface leucine-rich repeat receptor for AtPep1, an endogenous peptide elicitor in *Arabidopsis*, is functional in transgenic tobacco cells. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 103 : 10 104—10 109.
- Yanagisawa S., Yoo S. D., Sheen J. 2003. Differential regulation of EIN3 stability by glucose and ethylene signaling in plants. *Nature.* 425 : 521—525.
- Yasumura Y., Crumpton-Taylor M., Fuentes S., Harberd N. P. 2007. Step-by-step acquisition of the gibberellin-DELLA growth-regulatory mechanism during land-plant evolution. *Curr. Biol.* 17 : 1225—1230.
- Zhao J., Wang X. 2004. *Arabidopsis* phospholipase D(1) interacts with the heterotrimeric G protein α -subunit through a motif analogous to the DRY motif in G protein-coupled receptors. *J. Biol. Chem.* 279 : 1794—1800.

CHEMOSIGNALING SYSTEMS OF PLANTS

© *A. O. Shpakov*

I. M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry RAS, St. Petersburg;
e-mail: alex_shpakov@list.ru

During last years the significant progress was achieved in studying of chemosignaling systems of plants. Using these systems, phytohormones realize regulation of wide spectrum of biochemical and physiological processes in plant cells. The review considers some types of plant chemosignaling systems that differ in structural-functional organization and molecular mechanisms of signal transduction to the effector proteins responsible for gene expression. Among them there activated by cytokinins, ethylene and brassinosteroids two-component signaling systems involving receptor protein kinases as a sensor, and activated by auxin, gibberellins and jasmonates multicomponent SCF-complexes possessing ubiquitin ligase activity. Recently, signaling systems involving receptors of the serpentine type and coupled with them heterotrimeric G-proteins which are widely presented in the animals and fungi were found in plants. Conclusion were drawn similarity of two-component and G-protein-coupled signaling systems in plants and fungi, and about unique nature of plant signaling systems involving SCF-complexes.

Key words: abscisic acid, auxin, brassinosteroid, heterotrimeric G-protein, gibberellin, histidine kinase, plant, receptor, chemosignaling system, cytokinin.
