

## РЕЦЕНЗИИ

**Ю.Е. КОЛУПАЕВ, Ю.В. КАРПЕЦ “ФОРМИРОВАНИЕ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ РАСТЕНИЙ НА ДЕЙСТВИЕ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОРОВ”. КИЕВ: “ОСНОВА”, 2010. 352 с.**

Авторы д.б.н. Ю.Е. Колупаев и к.б.н. Ю.В. Карпец (Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева, Украина) посвятили монографию важнейшей проблеме современной биологии – изучению реакций организмов на действие стрессовых факторов, связанных с адаптацией растений к экстремальным условиям среды. Следует отметить, что фундаментальность исследований по данной проблеме тесно связана с прикладными аспектами – растениеводством, селекцией, биотехнологией и др. С общебиологических позиций рецензируемая монография обобщает научные достижения по проблеме за последнее десятилетие и развивает аспекты исследований по концепции стресса и адаптационного синдрома и сигнальных систем применительно к растительным организмам. Достоинством книги является не только критическое рассмотрение авторами данных литературы, но и изложение собственных многолетних исследований по проблеме и их интерпретация на основе последних достижений в этой научной области.

Книга включает введение, заключение и 5 глав. Каждая глава имеет разделы и подразделы, что существенно облегчает понимание и логику излагаемого материала. Во Введении авторы подчеркивают важность проблемы адаптации (устойчивость) растений в сельскохозяйственном и природно-экологическом аспектах. Отмечается, что познание адаптационных механизмов у растений в последние годы стимулировалось изучением сигнальных систем и молекул, связанных с трансдукцией стрессовых сигналов, идентификацией генов и белков. Однако до сих пор не ясно, какие защитные реакции “запускаются” теми или иными сигнальными молекулами.

По мнению авторов, “в настоящей монографии предпринята попытка описать картину восприятия растением абиотических стрессоров, трансдукции внешних сигналов и формирования адаптивных реакций”. С этой целью авторы монографии, на наш взгляд, успешно справились. Однако столкнулись со сложностью обобщения не всегда сопоставимых результатов, обусловленной разными подходами, применяемыми методами и часто их несовершенством.

В главе 1 монографии рассматривается понятие стресс по Г. Селье (G. Selye) и отмечается, что

определение стресса у растений по сути не отличается от известной “триады” Г. Селье, который выделял при стрессе у животных организмов 3 фазы: тревоги, адаптации и истощения. Анализируя роль стрессовых реакций в адаптации растений, авторы приходят к выводу, что физиологическая роль стресса, по-видимому, заключается прежде всего в активации и функционировании сигнальных систем и многие метаболиты, возникающие при стрессе, являются посредниками в цепи обеспечения передачи сигнала в геном, вызывающего переход организма на новый уровень организации метаболизма в изменившихся условиях среды обитания.

Глава 2 посвящена обзору данных о рецепторной способности растения к абиотическому воздействию. Этот вопрос в настоящее время является наиболее сложным и мало понятным. Авторы правы, считая, что значительная роль в этом может принадлежать плазматической мембране и клеточной стенке. Однако при многообразии комплексов и соединений, которые могут претендовать на роль сенсоров, однозначных доказательств еще не получено. Большое внимание уделено анализу роли G-белков, участие которых в передаче сигналов хорошо изучено на животных объектах. Авторы отмечают, что за последние 10–15 лет получен большой научный материал о функционировании G-белков в растительных клетках и сейчас не вызывает сомнения участие этих белков в формировании реакций растений на действие патогенов, их элиситоров, а также на ряд абиотических факторов. В целом же вопрос о роли этих белков в функционировании сигнальных систем и в трансдукции сигналов в геном остается открытым.

Глава 3 “Посредники передачи стрессовых сигналов в геном” обобщает данные о молекулах–посредниках передачи стрессовых сигналов в геном. Авторы отмечают, что “запуск” систем трансдукции сигналов после восприятия сенсором (рецептором) внешнего “раздражителя” происходит с участием G-белков и протеинкиназ. Каскад реакций вызывает образование новых посредников и активацию факторов транскрипции. В результате этого экспрессируются соответствующие гены и синтез защитных веществ. Авторы отмечают, что универсальными участниками пе-

редачи сигналов в настоящее время признаны ионы  $\text{Ca}^{2+}$  и активные формы кислорода (АФК), а также оксид азота (NO), циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), салициловая и жасмоновая кислоты. Наиболее изученным в этом аспекте являются ионы  $\text{Ca}^{2+}$ . В монографии подробно проанализированы литературные данные о  $\text{Ca}^{2+}$  как универсальном внутриклеточном переносчике сигналов,  $\text{Ca}^{2+}$ -сигнальной системе, о кальциевых каналах и их регуляции, о  $\text{Ca}^{2+}$ -связывающих белках и регуляции концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  в цитозоле клетки, об изменении кальциевого баланса в растительных клетках при стрессовых воздействиях. На основе собственных данных рассматривается роль  $\text{Ca}^{2+}$  в регуляции содержания АФК в растительной клетке и делается заключение, что  $\text{Ca}^{2+}$  и АФК являются ключевыми компонентами единой сигнальной системы, взаимно усиливающие свое действие. Подчеркивается, что ионы  $\text{Ca}^{2+}$  участвуют в регуляции про-антиоксидантного равновесия в клетке, вызывая активацию образования АФК и усиление активности антиоксидантных ферментов. Рассмотрена зависимость баланса  $\text{Ca}^{2+}$  в клетке от посредников различных сигнальных систем, которые могут изменять активность  $\text{Ca}^{2+}$ -каналов или быть  $\text{Ca}^{2+}$ -ионофорами. Это продукты превращений липоксигеназной, аденилатциклазной, NO-синтазной, НАДФН-оксидазной сигнальных систем.

В следующем разделе этой главы обобщены данные о роли АФК как компонентов окислительного стресса у растений и сигнальных молекул: образование и утилизация, баланс между их деструктивным действием и сигнальными функциями, природа возможных сенсоров АФК, участие их в адаптации растительного организма к экстремальным условиям. Авторы делают вывод, что АФК не только сигнальные посредники, но и возможные факторы регуляции экспрессии генов при ответе растения на абиотическое воздействие за счет модификации факторов регуляции транскрипции и протеинкиназ. Особую роль при этом может выполнять  $\text{H}_2\text{O}_2$ , как наиболее стабильная молекула из ряда АФК.

Другим высокоактивным стрессовым метаболитом, сочетающим в себе свойства сигнального посредника и фитогормона, является салициловая кислота (СК) — полифункциональная сигнально-регуляторная молекула, индуцирующая системную приобретенную устойчивость у растений. Подчеркивается, что активность СК связана с накоплением АФК и подавляется антиоксидантами. Рассмотрены пути синтеза СК, изменение ее содержания в клетке и возможные механизмы повышения устойчивости растений с участием СК. Большой материал получен авторами по изучению СК в собственных экспериментах. Подтверждено взаимовлияние СК и АФК и в то же

время зависимость их сигнальных функций от  $\text{Ca}^{2+}$ .

Подробно анализируются данные о роли NO в трансдукции сигналов в растительных клетках при действии стрессоров. Рассмотрены еще не совсем ясные в настоящее время пути синтеза NO в растениях, данные о NO как сигнальной молекуле и участие ее в формировании устойчивости растений. По данным авторов, экзогенный оксид азота активировал защитные реакции в клетках колеоптилей пшеницы. Однако этот эффект нивелировался антагонистами  $\text{Ca}^{2+}$  и кальмодулина. Последнее говорит об участии АФК и  $\text{Ca}^{2+}$  в эффектах NO.

Следующий раздел главы посвящен жасмоновой кислоте (ЖК) — основному компоненту липоксигеназной сигнальной системы. ЖК и ее производные участвуют в регуляции многих физиологических процессов у растений, в т.ч. и в защитных реакциях. Широкий спектр сигнально-регуляторных функций жасмонатов позволяет отнести их к естественным регуляторам роста и развития растений. Авторами детально рассмотрены функции ЖК: пути ее биосинтеза в растениях, трансдукция сигнала ЖК в геном, физиологические эффекты ЖК при действии абиотических стрессоров. Основным выводом авторов состоит в том, что жасмонаты задействованы в активации целого комплекса защитных реакций растений. Однако не понятна специфичность этих соединений, поскольку их действие сопровождается увеличением содержания в клетках других сигнальных посредников: АФК,  $\text{Ca}^{2+}$ , NO. Наименее исследованной у растений является аденилатциклазная сигнальная система, хотя значение ее в иницировании защитных реакций у растений, по-видимому, весьма существенно (Ломоватская и др., 2010). Основная роль в этой системе принадлежит цАМФ, образующегося в результате активации фермента аденилатциклазы. Авторы анализируют данные о присутствии у растений этой молекулы, осуществляющей преобразование и трансдукцию внешнего сигнала в геном клетки, обеспечивая своевременный ответ растения на стрессовые воздействия.

Глава 3 заканчивается анализом литературных данных о сигнальных посредниках, которые участвуют в реализации действия фитогормона — абсцизовой кислоты (АБК). Подчеркивается, что стрессоры самой различной природы ведут к накоплению АБК. Одним из основных эффектов действия АБК на растительные клетки является угнетение синтеза большинства конститутивных белков и синтез стрессовых белков. Авторы приводят схему связи между работой сигнальных и гормональных систем при стрессах и делают вывод, что сигнальные системы участвуют в передаче в геном клетки как первичного (стрессового) сигнала, так и вторичного (гормонального).

Глава 4 посвящена протеинкиназам, протеинфосфатазам и факторам регуляции транскрипции (ФРТ) и их роли в процессах формирования адаптивных реакций. Протеинкиназы и протеинфосфатазы под влиянием сигнальных посредников изменяют свою активность и усиливают фосфорилирование или дефосфорилирование различных белков, в т.ч. ФРТ. В настоящее время получены сведения об участии протеинкиназ практически на всех этапах восприятия клетками растений стрессовых сигналов и передаче их в ядерный геном. Подчеркивается, что ФРТ играют фундаментальную роль в биологических процессах, в т.ч. и в реализации стрессовых ответов. Авторы констатируют, что фосфорилирование ФРТ с помощью протеинкиназ ведет к активации этих белков и взаимодействию с ДНК-зависимыми РНК-полимеразами и промоторными участками генов. Приводятся сведения о ряде ФРТ, задействованных при ответе на абиотические воздействия и выявленных у арабидопсиса и др. видов растений. Авторы констатируют, что механизмы активации ФРТ с помощью сигнальных посредников во многом остаются не ясными; также недостаточно изучены конкретные реакции, регулируемые с помощью ФРТ.

Рассмотрению адаптивных реакций и обсуждению классической схемы стресса по Г. Селье применительно к растениям посвящена глава 5. Следует, по-видимому, согласиться с мнением авторов о том, что стресс-реакция необходима для оперативной защиты растения от гибели при действии стрессового фактора и “запуску” механизмов передачи в геном сигнала(ов) о неблагоприятном воздействии. После этого растением формируется физиолого-биохимический адаптивный ответ и как следствие повышение устойчивости растения на различных уровнях организации: клеточном, органном, организменном и др. Приводятся эффекты индукции различными сигналами универсальных защитных реакций растений: антиоксидантной системы, синтеза низкомолекулярных протекторных веществ и стрессовых белков. Подробно рассмотрены реакции, которые участвуют в детоксикации АФК и др. высокореакционных молекул. Особое внимание уделено ферментам супероксиддисмутазе (СОД) и каталазе. Отмечается противоречивость данных о влиянии АФК и др. активных молекул на антиоксидантную систему: с одной стороны, умеренные стрессовые воздействия различной природы, вызывая накопление АФК, ведут и к активации антиоксидантных систем, а с другой – экзогенные АФК ( $H_2O_2$ ) ингибируют антиоксидантные ферменты у растений. Авторы считают, что окислительный стресс у растений при действии  $H_2O_2$  является сигналом для активации генов антиоксидантных ферментов (СОД, каталаза). Однако, увеличение активности СОД может нивелироваться антагонистами  $Ca^{2+}$ .

Доказано, что ионы  $Ca^{2+}$  прямо или опосредованно активируют АФК-генерирующие ферменты и вызывают повышение активности антиоксидантных ферментов. Кратковременное воздействие гипертермии приводило не только к повышению активности СОД, каталазы и пероксидазы, но и к увеличению термостабильности этих ферментов у проростков пшеницы. В активации антиоксидантной системы могут принимать участие ЖК и СК. Но не ясно, каким образом осуществляется их участие – через АФК или другими путями.

В разделе о защитной роли низкомолекулярных соединений, образующихся в клетках растений при стрессах, анализируются данные о растворимых углеводах и разнообразных азотсодержащих соединениях (свободные аминокислоты, пептиды, полиамины, бетаины). Эти соединения могут накапливаться в клетках растений как за счет индуцированного стрессом синтеза, так и при гидролизе соответствующих биополимеров и могут выполнять при стрессах различные функции: антиоксидантную, антиденатурационную, мембранопротекторную, сигнально-регуляторную. Накопление указанных соединений в клетках является следствием перехода организма на новый уровень обменных процессов, происходящего в результате активации стрессорами сигнальных систем. С другой стороны, эти соединения могут сами выступать в роли сигналов, оказывающих влияние на экспрессию генов.

В последнем разделе главы 5 приводятся данные о синтезе растениями основных групп стрессовых белков (СБ) и участии внутриклеточных соединений в экспрессии их синтеза. Отмечается, что одни и те же СБ могут накапливаться при разных видах стрессового воздействия. По мнению авторов, неспецифичность действия неблагоприятных факторов на синтез СБ может объясняться, в частности, участием одних и тех же сигнальных посредников, вызывающих изменения в экспрессии соответствующих генов. Внешние стрессовые воздействия могут быть стимулами для синтеза СБ. В качестве посредников в этом процессе участвуют ионы  $Ca^{2+}$  и АФК. Однако сведений об индукции с помощью АФК,  $Ca^{2+}$ , а также NO, СК, ЖК синтеза СБ при действии на растения абиотических стрессоров явно недостаточно для однозначных выводов.

В Заключении авторы констатируют, что адекватный ответ растения на стрессовое воздействие определяется, в первую очередь, восприятием сенсором этого действия и последующей передаче полученного сигнала в геном с участием сигнальных систем. Однако проблема состоит в специфичности или неспецифичности сенсоров. Современные данные позволяют предположить, что внешние “раздражители” воспринимаются комплексом малоспецифических сенсоров (различ-

ные сенсорные киназы,  $\text{Ca}^{2+}$ -каналы и окислительные комплексы). Авторы отмечают множественность путей передачи стрессовых сигналов, сравнивая функционирование сигнальной системы с паутиной, в которой импульс механического раздражения передается к центру не только по радиальным нитям (аналог отдельных сигнальных систем), но и по связывающим их поперечным нитям (аналог сигнальных посредников). Представление о “сигнальной паутине” хорошо согласуется с неспецифичностью многих реакций, эффектами перекрестной устойчивости и полифункциональности ответов растения на стрессовые воздействия. Авторы подчеркивают, что более ранние (стрессовые) и более поздние (адаптационные) реакции, возможно, формируются с участием различных сигналов и систем их передачи, в т.ч. и гормональной. Однако вопросы взаимоотношений между стрессовыми реакциями и процессами долговременной адаптации остаются еще малоизученными.

В целом, следует отметить своевременность обобщения данных по проблеме сигналинга и адаптивных реакций растений на русском языке. Несом-

ненным достоинством книги является широта рассматриваемых вопросов, большой список цитируемой литературы (842 источника) и иллюстрация излагаемого материала многочисленными схемами как собственными, так и заимствованными из литературных источников. Хотя заглавие книги подразумевает рассмотрение действия на растение только “абиотических стрессоров”, спектр рассматриваемых стрессовых факторов не ограничивается этим. Из упущений авторов при написании книги, на наш взгляд, следует отметить следующие. Была бы уместна обобщающая гипотетическая схема, объясняющая участие рассмотренных сигнальных систем и молекул в формировании адаптивных реакций растений. Может быть в заглавие книги следовало бы добавить: “Сигнальные молекулы и формирование...”. Прикладное значение научных исследований по проблеме было бы показано лучше, если в монографии была бы глава: “Адаптивные реакции и продуктивность растений”.

Книга будет интересна широкому кругу специалистов соответствующего профиля.

*А. К. Глянько*