

УДК 581.1

ВЗАИМОЗАМЕНЯЕМОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ СТИМУЛОВ В ИНДУКЦИИ ЭКСПРЕССИИ ТРАНСКРИПЦИОННЫХ ФАКТОРОВ

О.П. КАМЕНЧУК, Б.А. КУРЧИЙ

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины
Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 31/17
e-mail: kurchii@mail.ru

В обзоре рассмотрены механизмы индукции экспрессии транскрипционных факторов у высших растений. Показано, что активация экспрессии генов транскрипционных факторов, содержащих домен «лейциновая застежка-молния» (HD-Zip), происходит под влиянием абиотических факторов, в частности, ауксинов, гиббереллинов, этилена, брассиностероидов, абсцизовой, жасмоновой и салициловой кислот, перекиси водорода, обезвоживания, низкотемпературного, солевого и осмотического стрессов. Сходное действие отмечено и для патогенных грибов. Сделано заключение, что, несмотря на наличие индивидуальных рецепторов, каждый изученный фитогормон может инициировать экспрессию нескольких генов транскрипционных факторов.

Ключевые слова: фитогормоны, рецепторы, транскрипционные факторы, гомеодомены, гомеобоксы.

Сигнальные факторы в экспрессии генов. Растительные организмы существенно отличаются от животных, прежде всего, отсутствием способности передвигаться по суше. Они должны приспосабливаться к многочисленным внешним воздействиям физической и химической природы (стимулам или сигналам) и соответствующим образом координировать свой рост и развитие. Как и у животных, у растений имеется класс низкомолекулярных непротеиновых регуляторов роста, названных фитогормонами, регулирующих их рост и развитие. Регулирующими рост веществами также являются некоторые циклические пептиды [1].

Полагают, что воспринятые клеткой сигналы взаимодействуют первично с протеиновой структурой, названной рецептором, находящимся в плазмалемме [2]. Рецептор, принявший сигнал, затем передает его мембранным структурам или в ядро, т.е. происходит трансдукция сигнала.

Термин «сигнальная трансдукция» впервые озвучен Мартином Родбеллом (Martin Rodbell, 1925–1998) [цит. по 3]. В его понимании сигнальная трансдукция включает продолжительную активную поддержку на пути передачи сигнала, который состоит из дискриминаторов (рецепторов), передатчиков и амплификаторов. Если входной сигнал химической природы, он соединяется со «своим» рецептором. После этого сигнал передается из плазмалеммы в цитоплазму, где умножается (амплифицируется) эффекторами, вызывая в конечном итоге ответные реакции, в том числе и транскрипцию генов. Регуляция

© О.П. КАМЕНЧУК, Б.А. КУРЧИЙ, 2012

транскрипции играет базисную роль в экспрессии генов у растений. В регуляции процессов транскрипции генов транскрипционным факторам (ТФ) принадлежит базовая роль. ТФ – протеины, регулирующие в ядре клетки транскрипцию, специфически взаимодействуя с ДНК (т.е. промотором) [4]. У эукариот ТФ состоят из двух функциональных доменов: ДНК-связывающего и активирующего транскрипцию. ДНК-связывающий домен отвечает за связывание ТФ с ДНК-мишенью гена, тогда как активирующий домен ТФ участвует в протеин-протеиновых взаимодействиях с другими белковыми факторами [5]. Большинство ТФ состоят из различной сложности доменов, главными среди которых являются ДНК-связывающий домен и активационный домен. Для гомеобокс-содержащих генов ТФ характерно наличие специфической последовательности ДНК – гомеобокса, кодирующего гомеодомен (консервативный фрагмент ТФ длиной 60–800 аминокислот) [6–8].

Благодаря достижениям молекулярной биологии идентифицировано большое количество ТФ, которое непрерывно увеличивается. И хотя в первоначальном толковании один рецептор плюс один регулятор роста инициируют одну реакцию [цит. по 3], то в последние десятилетия выяснилось, что как множество рецепторов (семейства и подсемейства рецепторов), так и различные вещества могут вызывать одну и ту же реакцию в клетке, известную как «перекрестный разговор» (англ. *cross-talk*).

Рецепторы как посредники между внешними и внутренними сигналами и геномом клетки. Восприятие клетками физических или химических сигналов происходит вследствие взаимодействия специфических факторов (первичных посредников) с рецепторами, расположенными на поверхностной мембране клеток [2]. Полагают, что различные клетки живых ор-

ганизмов имеют характерный набор рецепторов, который зависит от функций, выполняемых этими клетками. Рецепторы – это специальные вещества на поверхности или внутри клеток органа-мишени, которые связывают гормон, доставляемый кровью к его месту действия, и, как следствие такого связывания, индуцируют реакции (или серию реакций), обеспечивающие конечный эффект гормона. По аналогии с рецепторами животных клеток рассматриваются и исследуются рецепторы растительных клеток.

Известны два типа ответа клеток на воздействие стимула (например, биологически активного вещества, БАВ): негеномный (изменение физиологических процессов) и геномный (сопровождающийся процессами транскрипции). Механизмы негеномного типа ответа известны очень фрагментарно. Геномный тип ответа – сложный биохимический процесс, реализующий процессы транскрипции с участием ТФ-ров.

Для растений характерно наличие ТФ-ров с доменом «лейциновая застежка-молния» (англ. *Homeodomain leucine zipper* – HD-Zip). Гомеодомен HD – ответственный за связывание с ДНК, тогда как домен «лейциновая застежка-молния» (Zip), расположенный непосредственно за С-концом гомеодомена, вовлечен в протеин-протеин взаимодействие (гомо- и гетеродимеризацию) [9]. Основные ДНК-связывающие гомеодомены, обнаруженные у протеинов, содержащих «лейциновую застежку-молнию», выделены в четыре различных группы (HD-Zip I–IV), базирующиеся на структуре генов [8].

В растениях больше 7 % генома кодирует гипотетические ТФ [10]. Некоторые ТФ, открытые в растениях, приведены в таблице.

Ген *AtHB4* (компонент ТФ) регулирует brassinостероид-регулируемое развитие *Arabidopsis thaliana*. Он активно дейс-

Таблица. Индукция синтеза гомеодоменов и гомеобоксов абиотическими факторами

Гомеодомены, гомеобоксы	Индукция синтеза гомеодоменов, гомеобоксов, <i>i</i>												
	Аук- сины	ГК ₃	АБК	ЕТ	БС	ЖК	СК	H ₂ O ₂	ТС	ОБ	СС	ОС	МС
<i>AtHB4</i> [11]	<i>i</i>	<i>i</i>	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>AtHB6</i> [12]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–	–
<i>AtHB7</i> , <i>AtHB12</i> [14]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–	–
<i>AtHB21</i> , <i>AtHB40</i> , <i>AtHB53</i> [15]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–
<i>AtHB53</i> [13, 16]	<i>i</i>	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–
<i>BnHB6</i> [17]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	<i>i</i>	<i>i</i>	<i>i</i>	–	<i>i</i>	–	<i>i</i>
<i>SpHB2</i> [18]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–	–
<i>SpHB7</i> [19]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	<i>i</i>	–	–
<i>GhHB1</i> [20]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–
<i>HaHB4</i> [22]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–	–
<i>HaHB4</i> [21], <i>Manavella</i> [23, 24]	–	–	–	<i>i</i>	–	<i>i</i>	–	–	–	<i>i</i>	–	–	<i>i</i>
<i>HaHB10</i> [21, 25]	–	<i>i</i>	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–
<i>MtHB1</i> [26]	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–
<i>NaHD20</i> [27]	–	–	<i>i</i>	<i>i</i>	–	<i>i</i>	<i>i</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Q-type C2H2 ZFPs</i> [28]	–	–	–	<i>i</i>	–	–	–	–	–	<i>i</i>	–	–	<i>i</i>

Примечание. ГК₃ – гибберелловая кислота, АБК – абсцизовая кислота, ЕТ – этилен, БС – brassinosteroids, ЖК – жасмоновая кислота, СК – салициловая кислота, ТС – температурный стресс, ОБ – обезвоживание, СС – солевой стресс, ОС – осмотический стресс, МС – механический стресс.

тует на других членов HD-Zip класса-II подсемейства, экспрессия которых направлена на гормон-опосредованное развитие растения и наиболее эффективного расположения кроны к солнечной радиации. Экспрессия гена резко активировалась под влиянием ауксина, гибберелловой кислоты (ГК) и brassinosteroids (БС) [11].

Из арабидопсиса охарактеризован один из HD-Zip генов *AtHB6*, экспрессия которого стимулировалась обезвоживанием (ОБ), осмотическим стрессом (ОС) и экзогенной обработкой абсцизовой кислотой (АБК) [12]. Среди других генов арабидопсиса описана быстрая индукция гомеобокса 12 (*AtHB12*) под воздействием АБК и ОБ [13]. Аналогичные закономерности установлены и при изучении транскриптов *AtHB7* и *AtHB12* [14], *AtHB21*, *AtHB40* и *AtHB53* [15]. Индукция процессов транскрипции *AtHB53* под влиянием

NaCl (СС), АБК и ауксина установлена и в другой работе [16].

Ген *BnHB6* гомеодомена лейциновой молнии HD-Zip был изолирован из семян рапса (*Brassica napus* L.). Транскрипция гена *BnHB6* активировалась под воздействием маннитола, холодового и раневого стрессов, перекиси водорода (H₂O₂), АБК и СК [17].

Из растения *Craterostigma plantagineum* изолирован ген *SpHB2* (гомеодомен «лейциновая молния»), экспрессия которого вызывалась обезвоживанием или обработкой экзогенной АБК [18]. Аналогичная закономерность установлена и для гена *SpHB7*, экспрессия которого резко возрастала под воздействием АБК, ОБ и СС [19].

кДНК из клона (*Gossypium hirsutum* гомеобокс 1, обозначен как *GhHB1*), кодирующая HD-Zip белок, была изолирована из корней хлопчатника. кДНК длиной 1132 нп из *GhHB1* кодирует 275 аминокислот

кислот. Ген *GhHB1* активировался под воздействием 1% NaCl и АБК [20].

Гомеобокс *HaHB4* принадлежит к подсемейству I of HD-Zip белков подсолнуха (*Helianthus annuus*) и вовлечен в ответы засухоустойчивости и этилен-опосредованного старения растений. Ген активировался раневым стрессом (МС), метилжасмонатом (ЖК), этиленом (ЕТ) и обезвоживанием [21–24], а также экзогенной обработкой АБК [22]. Экспрессия *HaHB10*, который причастен к адаптации ростовых процессов растений к свету, резко усиливается под влиянием ГК [25], салициловой кислоты (СК) и инфицированием растений вирулентным бактериальным патогеном *Pseudomonas syringae* [21].

В модельных опытах на бобах *Medicago truncatula* показана активация фактора транскрипции *MtHB1* (принадлежит к HD-Zip I) под влиянием солевого стресса (NaCl), АБК и маннитола [26].

Из растений *Nicotiana attenuata* выделено ген *NaHD20* (HD-Zip I кодирующий ген), активность которого резко увеличивалась под воздействием раневого стресса, экзогенной обработкой ЖК, СК, АБК и ЕТ [27].

Гены тополя C_2H_2 Q-типа, которые играют важную роль в устойчивости к различным факторам окружающей среды, активировались под влиянием ЕТ, НТ, МС и осмотического стрессов [28].

В другой работе показано, что сверхпродукция гена *OsBIPP2C1* (синтеза протеин-серин фосфатазы (PPs) типа PP2C) в трансгенных растениях табака происходила под влиянием бензотиадизола, СК, H_2O_2 , АБК, ОБ, МС, СС и НТ стрессов [29].

Сверхэкспрессия изолированного гена из растения сои *GmERF3*, который содержит транскрипционный фактор AP2/ERF, происходила под влиянием СК, ЖК, ЕТ, АБК, обезвоживания, солевого стресса и вируса мозаики сои [30].

Установлено также активацию ТФ под воздействием различных абиотических факторов. Так, активация *TaNAC2* ТФ из растения *Arabidopsis thaliana* наблюдалась под воздействием ОБ, СС и низкотемпературного стрессов (ТС), а также обработкой экзогенной АБК, что сопровождалось повышением устойчивости растений [31].

Известно, что синтаза 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты (АЦК-синтаза) и оксидаза 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты играют важную роль в образовании этилена. Экспериментальные данные свидетельствуют, что экспрессию генов АЦК-синтазы индуцируют такие факторы, как ауксины, цитокинины, АБК, БС, ЕТ, физические повреждения и др. [32–33].

Возникает вопрос: неужели все эти факторы для инициации процессов транскрипции используют один и тот же рецептор? Если да, тогда как это согласуется с индивидуальностью (уникальностью) рецепторов? Тем более, что установленные для природных регуляторов роста растений рецепторы представлены уникальными протеиновыми структурами.

Рецепторы природных регуляторов роста растений. Информация о структуре рецепторов у животных организмов представлена более широко, чем у растений. Наиболее важными классами сигналтрансформирующих протеинов плазмалеммы у животных являются: гетеротримерные G-протеины ($\alpha\beta\gamma$ -субъединицы), Ras-протеины [34], GPCRs-протеины (состоящие из 7 трансмембранных спиралей) [35] и G-протеины – регуляторы ионных каналов [36], а также MAPK-каскад [37].

У растений идентифицированы наиболее часто экспериментально определяемые рецепторы следующих фитогормонов: индолилуксусная кислота (ИУК, тип рецептора – F-бокс протеина – TIR1, AFBs) [38], абсцизовая кислота (тип рецептора –

G-протеины: GTG1, GTG2, GCR2, CHLH) [39], цитокинины (тип рецептора – двухкомпонентная система: CRE1, АНК2, АНК3) [40], гиббереллины (тип рецептора – гормон-чувствительные липазы: GID1) [41], этилен (тип рецептора – двухкомпонентная система: ETR1, ETR2, ERS1, ERS2, EIN4) [40], brassinosterоиды (тип рецептора – аналогичные киназам лейцин-богатые рецепторы: BRI1) [40] и жасмоновая кислота (тип рецептора – F-бокс протеина: COI1) [42–43]. Для салициловой кислоты, окиси азота и стриголактонов убедительной информации об их рецепторах до настоящего времени нет.

Как видим, для перечисленных веществ нет общих рецепторов. Тем не менее, под их воздействием может происходить активация транскрипции одних и тех же «функционирующих» генов или транскрипция «отключенных» генов.

Все ли БАВ используют рецепторы экспрессии генов? Как отмечено выше, полагают, что способность клеток воспринимать внешние сигналы определяется специальным классом протеиновых молекул – рецепторами. В связи с увеличением количества рецепторов, число которых может превысить количество протеинов в плазмалемме, полагают, что различные клетки живых организмов имеют характерный набор рецепторов в зависимости от выполняемых этими клетками функций. Образую связь с рецептором, внеклеточные химические посредники воздействуют на протекание в клетке-мишени физиологических процессов. Однако, как аналогичные процессы происходят с эндогенными регуляторами роста – полной ясности нет. Должны ли последние передвигаться с места образования к плазмалемме и затем обратно следовать с рецептором, например, в ядро или же они находят необходимые рецепторы в других цитоплазматических мембранах – неизвестно.

Необходимо отметить важную особенность в феномене рецепции в биологических системах. Во-первых, есть вещества, которые вызывают биологический эффект и при этом связываются с различными протеинами и, во-вторых, есть вещества, которые также связываются с различными протеинами, но никакого биологического эффекта не наблюдается. В этой связи следует отметить, что в предложенных в литературе механизмах действия БАВ с участием рецепторов отсутствует информация о связи биологического эффекта из пространственным (стерическим) строением исследуемого вещества. Фрагментарно представлена в литературе информация о связи между строением БАВ и структурой предполагаемого рецептора. Даже при наличии в клетке всевозможных рецепторов регуляторами физиологических и генетических процессов являются вещества только со строго определенным стерическим строением [44].

Если для каждого поступающего в клетку БАВ необходим уникальный рецептор, то следовательно необходимо наличие соответствующего количества протеинов. Если мобильных протеинов меньше количества уникальных БАВ, следовательно один протеин должен как рецептор «обслуживать» десятки БАВ. Но тогда как объяснить избирательное действие уникальных (оригинальных) БАВ?

Кроме того, протеиновые БАВ в живых системах, за небольшим исключением, представлены циклическими пептидами (некоторые из них состоят из больше чем 100 аминокислот). Возникает вопрос: какова природа химических связей между двумя протеинами – биологически активным протеином и протеином-рецептором? Как протеиновый комплекс, состоящий из протеина-рецептора и биологически активного пептида, находит соответствующий ген в хромосоме, также покрытой протеиновой оболочкой?

Как видно из выше изложенного, в литературе не смоделированы также механизмы трехступенчатой биохимической реакции как растительных, так и организмов животных на воздействие природных биологически активных веществ: стимулирование биохимико-физиологических процессов (в условно малых концентрациях), ингибирование этих процессов (в средних концентрациях) и летальное действие (в больших концентрациях). Что происходит в двух последних реакциях с рецепторами и транскрипционными факторами – неизвестно. Какое количество

молекул БАВ необходимо для запуска сигнального процесса? Достаточно ли одного вещества для запуска реакции?

А что происходит, например, в случае попадания в организм растения или животного органических и неорганических токсинов, в частности гербицидов? Реализуется ли действие гербицидов с помощью рецепторов в живых системах? Ведь в малых концентрациях (во многих известных случаях) гербициды являются стимуляторами ростовых процессов растений, имитируя действие эндогенных фитогормонов [44].



Рисунок. Обобщенная схема взаимодействия факторов транскрипции, рецепторов и генов в живых системах. В предложенных в литературе механизмах этих процессов больше вопросов, чем ответов

Схематически описанная выше информация применительно к растениям представлена на рисунке.

Связь между стерическим строением вещества, его биологической активностью и способностью образовывать комплексы ХИМИЧЕСКИЙ ФАКТОР : РЕЦЕПТОР в литературе представлена фрагментарно. Вводимые дополнительные факторы транскрипции несомненно делают комплекс ХИМИЧЕСКИЙ ФАКТОР : РЕЦЕПТОР более громоздким и менее мобильным. Как такой комплекс среди десятков хромосом находится «необходимую» хромосому в ядре, а в ней среди сотен (тысяч) генов соответствующий ген – неизвестно.

Достаточно ли одного комплекса ХИМИЧЕСКИЙ ФАКТОР : РЕЦЕПТОР для процесса транскрипции гена? Где место РНК-полимеразы в этом процессе? Почему минимум несколько сотен РНК-полимераз, находящихся в клетке, «бездействуют» и не синтезируют РНК без «сигнала-команды»? Какова природа «сигнала-команды» для старта транскрипций гена РНК-полимеразой и какова природа «сигнала-команды» прекращения процесса транскрипций гена? Иными словами – чем и как определяется количество копий гена?

Хорошо известно, что физические факторы (например, магнитные и электрические поля, ультрафиолетовые излучения) при определенных условиях вызывают аналогичные химическим факторам эффекты: стимулирование, ингибирование физиолого-биохимических процессов в клетках и летальное действие. Вовлечены ли в случае летального действия химических агентов на живые системы какие-нибудь «рецепторы-самоубийцы»?

Действительно ли природные эндогенные БАВ также должны передвигаться из места синтеза в цитоплазме к плазмалемме, чтобы образовать комплекс БИОРЕГУЛЯТОР : РЕЦЕПТОР, или же они могут действовать и без рецепторов?

Нерешенная дилемма: что первично – образование комплекса ХИМИЧЕСКИЙ ФАКТОР : РЕЦЕПТОР, или изменение физико-химических свойств плазмалеммы и других клеточных мембран? Происходят ли изменения физико-химических свойств мембран с участием рецепторов? Задействованы ли рецепторы в молекулярных механизмах действия лекарственных препаратов, пестицидов (гербицидов, инсектицидов, фунгицидов и др.), пептидных антибиотиков и пептидных ядов? А возможно имеет место иной (альтернативный) механизм: не рецепторная активация БАВ, активация окислительных процессов в мембранах (дисбаланс окислителей/восстановителей), изменение активности мембранно-связанных ферментов, т.е. изменения физико-химических свойств плазмалеммы и мембранных структур цитоплазмы, и, как следствие, – образование «долгоживущего» стабильного комплекса ХИМИЧЕСКИЙ ФАКТОР : РЕЦЕПТОР? При этом рецептор по своей природе может быть любым веществом цитоплазмы, преимущественно вблизи цитоплазмы.

Наконец, принципиальный вопрос: зачем нужны знания о природе сигнальных механизмов и регуляции ростовых процессов, а также о защитных механизмах клеток (целого растения)? Как ни странно, они наиболее важны, прежде всего, для иного раздела биологии – прикладной биологии: генно-инженерных и биотехнологических работ при получении новых высокопроизводительных и устойчивых к абиотическим и биотическим стрессам растений. Успешное решение этих задач зависит от дальнейших исследований связи между структурой и физиолого-биохимическими процессами, происходящими в мембране при действии физических или химических факторов.

Список литературы

- Jun J.H., Fiume E., Fletcher J.C. The CLE family of plant polypeptide signaling molecules // Cell. Mol. Life Sci. – 2008. – Vol. 65. – P. 743–755.
- Groves J.T., Kuriyan J. Molecular mechanisms in signal transduction at the membrane // Nat. Struct. Mol. Biol. – 2010. – Vol. 17. – P. 659–665.
- Beckerman M. Cellular Signaling in Health and Disease. – Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2009. – 470 p.
- Hughes T.R. A Handbook of Transcription Factors. – Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2011. – 306 p.
- Pérez-Rodríguez P., Riaño-Pachón D.M., Corréa L.G.G. et al. PlnTFDB: updated content and new features of the plant transcription factor database // Nucleic Acids Res. – 2010. – Vol. 38. – P. D822–D827.
- Ariel A.D., Manavella P.A., Dezar C.A., Chan R.C. The true story of the HD-Zip family // Trends Plant Sci. – 2007. – Vol. 12. – P. 419–426.
- Henriksson E., Olsson A.S.B., Johannesson H. et al. Homeodomain leucine zipper class I genes in Arabidopsis. Expression patterns and phylogenetic relationships // Plant Physiol. – 2005. – Vol. 139. – P. 509–518.
- Mukherjee K., Brocchieri L., Burglin T.R. A Comprehensive classification and evolutionary analysis of plant homeobox genes // Mol. Biol. Evol. – 2009. – Vol. 26. – P. 2775–2794.
- Lee Y.H., Chun J.Y. A new homeodomainleucine zipper gene from *Arabidopsis thaliana* induced by water stress and abscisic acid treatment // Plant Molec. Biol. – 1998. – Vol. 37. – P. 377–384.
- Iida K., Seki M., Sakurai T. et al. RARTF: Database and Tools for Complete Sets of Arabidopsis Transcription Factors // DNA Research. – 2005. – Vol. 12. – P. 247–256.
- Sorin C., Salla-Martret M., Bou-Torrent J. et al. ATHB4, a regulator of shade avoidance, modulates hormone response in Arabidopsis seedlings // Plant J. – 2009. – Vol. 59. – P. 266–277.
- Söderman E., Hjelström M., Fahleson J., Engström P. The HD-Zip gene ATHB6 in Arabidopsis is expressed in developing leaves, roots, and carpels and up-regulated by water deficit conditions // Plant Mol. Biol. – 1999. – Vol. 40. – P. 1073–1083.
- Son O., Hur Y.-S., Kim Y.-K. et al. ATHB12, an ABA-Inducible Homeodomain-Leucine Zipper (HD-Zip) Protein of Arabidopsis, Negatively Regulates the Growth of the Inflorescence Stem by Decreasing the Expression of a Gibberellin 20-Oxidase Gene // Plant Cell Physiol. – 2010. – Vol. 51. – P. 1537–1547.
- Olsson A.S., Engstrom P., Soderman E. The homeobox genes ATHB12 and ATHB7 encode potential regulators of growth in response to water deficit in Arabidopsis // Plant Mol.Biol. – 2004. – Vol. 55. – P. 663–677.
- Skinner D.J., Gasser C.S. Expression-based discovery of candidate ovule development regulators through transcriptional profiling of ovule mutants // BMC Plant Biology. – 2009. – Vol. 9. doi:10.1186 – 1471-2229-9-29
- Son O., Cho H.Y., Kim M.R., Lee H., Lee M.S., Song E., Park J.H., Nam K.H., Chun J.Y., Kim H.J. et al. Induction of a homeodomain-leucine zipper gene by auxin is inhibited by cytokinin in Arabidopsis roots // BBRC. – 2005. – Vol. 326. – P. 203–209.
- Yu S.-W., Zhang L.-D., Zuo K.-J. et al. Brassica napus L. homeodomain leucine-zipper gene BnHB6 responds to abiotic and biotic stresses // J. Integrative Plant Biol. – 2005. – Vol. 47. – P. 1236–1248.
- Frank W., Phillips J., Salamini F., Bartels D. Two dehydration-inducible transcripts from the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* encode interacting homeodomain-leucine zipper proteins // The Plant J. – 1998. – Vol. 15. – P. 413–421.
- Deng X., Phillips J., Bräutigam A. et al. A homeodomain leucine zipper gene from *Craterostigma plantagineum* regulates abscisic acid responsive gene expression and physiological responses // Plant Mol. Biol. – 2006. – Vol. 61. – P. 469–489.
- Ni Y., Wang X., Li D., Wu Y. et al. Novel cotton homeobox gene and its expression profiling in root development and in response to stresses and phytohormones // Acta Biochim. Biophys. Sin. – 2008. – Vol. 40. – P. 78–84.
- Dezar C.A., Giacomelli J.I., Manavella P.A. et al. HAHB10, a sunflower HD-Zip II transcription factor, participates in the induction of flowering and in the control of phytohormone-mediated responses to biotic stress // J. Expt. Bot. – 2010. – Vol. 62. – P. 1061–1076.
- Gago G.M., Almoguera C., Jordano J. et al. Hahb-4, a homeobox-leucine zipper gene potentially involved in abscisic acid-dependent responses to water // Plant Cell Envir. – 2002. – Vol. 25. – P. 633–640.
- Manavella P.A., Arce A.L., Dezar C.A. et al. Cross-talk between ethylene and drought signalling pathways is mediated by the sunflower Hahb-4 transcription factor // Plant J. – 2006. – Vol. 48. – P. 125–137.
- Manavella P.A., Dezar C.A., Bonaventure G. et al. HAHB4, a sunflower HD-Zip protein, integrates signals from the jasmonic acid and ethylene pathways during wounding and biotic stress

- responses // *Plant J.* – 2008. – Vol. 56. – P. 376–388.
25. Rueda E.C., Dezar C.A., Gonzalez D.H., Chan R.L. Hahb-10, a sunflower homeobox-leucine zipper gene, is regulated by light quality and quantity, and promotes early flowering when expressed in *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol.* – 2005. – Vol. 46. – P. 1954–1963.
 26. Ariel F., Diet A., Verdenaud M., Gruber V., Frugier F., Chan R., Crespi M. Environmental regulation of lateral root emergence in *Medicago truncatula* requires the HD-Zip I transcription factor HB1 // *The Plant Cell.* – 2010. – Vol. 22. – P. 2171–2183.
 27. Ré D.A., Dezar C.A., Chan R.L. et al. Nicotiana attenuata NaHD20 plays a role in leaf ABA accumulation during water stress, benzylacetone emission from flowers, and the timing of bolting and flower transitions // *J. Expt. Bot.* – 2011. – Vol. 62. – P. 155–166.
 28. Gourcilleau D., Lenne C., Armenise C. et al. Phylogenetic study of plant Q-type C2H2 zinc finger proteins and expression analysis of poplar genes in response to osmotic, cold and mechanical stresses // *DNA Research.* – 2011. – Vol. 18. – P. 77–92.
 29. Hu X., Song F., Zheng Z. Molecular characterization and expression analysis of a rice protein phosphatase 2C gene, OsBIPP2C1, and overexpression in transgenic tobacco conferred enhanced disease resistance and abiotic tolerance // *Physiol. Plant.* – 2006. – Vol. 127. – P. 225–236.
 30. Zhang G., Chen M., Li L. et al. Overexpression of the soybean GmERF3 gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco // *J. Expt. Bot.* – 2009. – Vol. 60. – P. 3781–3796.
 31. Mao X., Zhang H., Qian X. et al. TaNAC2, a NAC-type wheat transcription factor conferring enhanced multiple abiotic stress tolerances in *Arabidopsis* // *J. Expt. Bot.* – 2012. – doi:10.1093/jxb/err462. – P. 1–14.
 32. Hansen M., Chae H.S., Kieber J.J. The regulation of ACS protein stability by cytokinin and brassinosteroid // *Plant J.* – 2009. – Vol. 57. – P. 606–614.
 33. Wang N.N., Shih M.C., Li N. The GUS reporter-aided analysis of the promoter activities of *Arabidopsis* ACC synthase genes AtACS4, AtACS5, and AtACS7 induced by hormones and stresses // *J. Exp. Bot.* – 2005. – Vol. 56. – P. 909–920.
 34. Saini D.K., Chisari M., Gautam N. Shuttling and translocation of heterotrimeric G proteins and Ras // *Trends Pharm. Sci.* – 2009. – Vol. 30. – P. 278–286.
 35. Wess J., Han S.-J., Kim S.-K. et al. Conformational changes involved in G-protein-coupled-receptor activation // *Trends Plant Sci.* – 2008. – Vol. 29. – P. 616–625.
 36. Brown A.M., Birnbaumer L. Ionic channels and their regulation by G protein subunits // *Annu. Rev. Physiol.* – 1990. – Vol. 52. – P. 197–213.
 37. Goldsmith Z.G., Dhanasekaran D.N. G Protein regulation of MAPK networks // *Oncogene.* – 2007. – Vol. 26. – P. 3122–3142.
 38. Dharmasiri N., Dharmasiri S., Estelle M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor // *Nature.* – 2005. – Vol. 435. – P. 441–445.
 39. Pandey S., Nelson D.C., Assmann S.M. Two novel GPCR-type G proteins are abscisic acid receptors in *Arabidopsis* // *Cell.* – 2009. – Vol. 136. – P. 136–148.
 40. Chow B., McCourt P. Plant hormone receptors: perception is everything // *Genes Dev.* – 2006. – Vol. 20. – P. 1998–2008.
 41. Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Nakajima M. et al. GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin // *Nature.* – 2005. – Vol. 437. – P. 693–698.
 42. Melotto M., Mecey C., Niu Y. et al. A critical role of two positively charged amino acids in the JAZ motif of *Arabidopsis* JAZ proteins in mediating coronatine- and jasmonoyl isoleucine-dependent interactions with the COI1 F-box protein // *Plant J.* – 2008. – Vol. 55. – P. 979–988.
 43. Thines B., Katsir L., Melotto M. et al. JAZ repressor proteins are targets of the SCFCO11 complex during jasmonate signalling // *Nature.* – 2007. – Vol. 448. – P. 661–665.
 44. Курчий Б.А. Что регулируют регуляторы роста (What Regulate the Growth Regulators?). – Киев: Логос, 1998. – 202 с. (In Russian and English).

Представлена В.А. Кунахом
Поступила 28.12.2011

ВЗАЄМОЗАМІННІСТЬ РІЗНИХ АБІОТИЧНИХ І БІОТИЧНИХ СТИМУЛІВ В ІНДУКЦІЇ ЕКСПРЕСІЇ ТРАНСКРИПЦІЙНИХ ФАКТОРІВ

О.П. Каменчук, Б.О. Курчий

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: kurchii@mail.ru

В огляді розглянуто механізми індукції експресії транскрипційних факторів у вищих рослин. Показано, що активація експресії генів транскрипційних факторів, які містять домен «лейцинова застібка-блискавка» (HD-Zip), відбувається під впливом абіотичних факторів,

зокрема ауксинів, гіберелінів, етилену, брасиностероїдів, абсцизової, жасмонової і саліцилової кислот, перекису водню, обезводнення, низькотемпературного, сольового і осмотичного стресів. Подібну дію виявлено і для патогенних грибів. Зроблено висновок, що, не дивлячись на наявність індивідуальних рецепторів, кожний фітогормон може ініціювати експресію декількох генів транскрипційних факторів.

Ключові слова: фітогормони, рецептори, транскрипційні фактори, гомеодомени, гомеобокси.

THE INTERCHANGEABILITY OF DIVERSE ABIOTIC AND BIOTIC STIMULI IN THE INDUCTION OF TRANSCRIPTION FACTOR EXPRESSION

O.P. Kamenchuk, B.A. Kurchii

Institute of Plant Physiology and Genetics of National Academy of Sciences of Ukraine

Ukraine, 03022, Kiev, Vasylkivska Str., 31/17
e-mail: kurchii@mail.ru

In the review the mechanisms of induction for expression of transcription factors in higher plants are considered. It is shown that activation of transcription factors' gene expression that contain a domain «homeodomain-leucine zipper» (HD-Zip) occurs under the influence of the abiotic factors, in particular, auxins, gibberellins, ethylene, brassinosteroids; abscisic, jasmonic and salicylic acids, hydrogen peroxide, drought; low temperature, salt and osmotic stresses. Similar action was registered for pathogen fungi as well. It was concluded that despite the presence of the individual receptors, each of the growth regulator studied, can initiate the expression of several genes of transcription factors.

Key words: phytohormones, receptors, transcription factors, homeodomains, homeoboxes.