

INTRACELLULAR AND INTERCELLULAR REGULATION SYSTEMS OF PLANTS

V. V. POLEVOI

The regulation systems contributing to integral behaviour of plant organism are discussed. The metabolic, genetic and membrane systems function on intracellular level whereas the trophic, hormonal and electrophysiological systems effect on intercellular (intertissular, interorganic) level.

Обсуждаются системы регуляции, обеспечивающие целостное поведение растительного организма. На внутриклеточном уровне это метаболическая, генетическая и мембранная системы регуляции, на межклеточном (межтканевом, межорганном) – трофическая, гормональная и электрофизиологическая системы.

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ И МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ У РАСТЕНИЙ

В. В. ПОЛЕВОЙ

Санкт-Петербургский государственный университет

ВВЕДЕНИЕ

Когда мы используем термин “организм” применительно к растению, то этим подчеркиваем, что имеем дело с живым существом, обладающим целостностью, то есть динамическим единством всех его частей. Целостность растительного организма обычно объясняется тем, что в морфологическом и анатомическом плане индивидуальное растение состоит из большого количества клеток, тканей и органов, взаимодействующих между собой. Однако, как ни странно, мы плохо представляем себе, каким образом достигается функциональная целостность растительного организма. И в наше время иногда высказывается мнение, что каждая ветка, например дерева, обладает настолько большой автономностью, что растение можно рассматривать как некую колонию организмов. Для доказательства ошибочности такой точки зрения приведем два примера. Несмотря на кажущуюся хаотичность ветвления у многих деревьев, форма кроны весьма характерна для каждого вида. По конфигурации кроны можно безошибочно отличить, например дуб от тополя. Это свидетельствует о том, что ветвление у каждого вида осуществляется на базе жесткой взаимозависимости роста всех частей кроны, причем эта взаимозависимость закреплена генетически. Другой пример. При прорастании семян или клубня картофеля в темноте основные ресурсы растительного организма тратятся на удлинение стебля. Листья и боковые побеги не развиваются, слабо формируются проводящие пучки и корни. Главная жизненная потребность растения в этот период – ориентироваться в гравитационном поле, выйти к свету, который необходим для питания фототрофного организма. Если растение, использовав все запасные вещества, не успеет пробиться через почву к свету, то оно погибнет. Когда же верхушка побега достигает света, то удлинение стебля резко тормозится и начинают разворачиваться листья. Эти примеры указывают на то, что растительный организм действительно функционирует как целостная система, способная последовательно выполнять целесообразные действия.

Многоклеточные растения не обладают нервной системой и за редким исключением неспособны к быстрым двигательным реакциям. Хотя все части растения постоянно находятся в движении,

их целесообразная двигательная активность осуществляется настолько медленно, что это незаметно для глаза. Так как наличие самопроизвольных целенаправленных быстрых движений в обыденной жизни воспринимается как признак сложной организации, то в сознании многих людей, в том числе и биологов, до сих пор сохраняется представление о функциональной примитивности растительных организмов. Отсюда и наши слабые знания о системах регуляции и интеграции в растительном мире.

СЛОЖНОСТЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВЫСШЕГО РАСТЕНИЯ

Высшие растения состоят из 30–50 специализированных органов и тканей, выполняющих различные физиологические функции. У них можно насчитать до 80 специализированных типов клеток. Для сравнения отметим, что кишечнополостные, например гидра, состоят из 9–10 типов функционально различных клеток, а кольчатые черви — из 17–20. Клетки, ткани и органы высших растений объединены в физиологические системы.

Система воздушного (фототрофного) питания, представленная главным образом листьями, служит для поглощения света, CO_2 и осуществляет синтез органических веществ из углерода CO_2 и воды. Система почвенного питания включает в себя корни, функция которых состоит в поглощении воды и минеральных солей. Дальний транспорт воды, минеральных и органических веществ происходит на базе сосудистой проводящей системы, которая пронизывает все части растения и анатомически связывает его в единое целое. Опорные функции у растений выполняют механические ткани, древесина и эпидермально-кутикулярный слой клеток (натяжение тканей). Двигательная система растений включает в себя зоны роста клеток растяжением стебля и корня, листовые сочленения (подушечки) и некоторые другие растущие части растения. Дыхательная система у растительных организмов имеет диффузный характер и функционирует с участием устьичного аппарата, чечевичек, межклетников, аэренхимы. Биохимические процессы, составляющие суть дыхания, осуществляются в каждой клетке, как и у всех живых организмов. Выделительная система растений представлена разнообразными секреторными клетками и тканями (нектарники, солевые железы, млечники). Системы бесполого (споры) и полового (гаметы) размножения в растительном мире весьма разнообразны. У цветковых растений систему полового размножения представляет цветок. Высшие растения, кроме того, обладают развитой системой вегетативного размножения (корневища, усы, клубни, луковички, выводковые почки). Перечисленные выше физиологические системы достаточно хорошо изучены. Но каким образом осуществляется регуляция их взаимодействия на разных этапах жизни растения и при адаптации рас-

тительного организма к меняющимся условиям окружающей среды?

Совершенно очевидно, что для координации функциональной активности столь сложной системы, включающей в себя несколько десятков специализированных клеток, тканей и органов, необходим и сложный аппарат регуляции, управления и интеграции. В технике под регуляцией обычно понимают поддержание значений параметров системы в заданных границах. Управление — это процесс перевода системы из одного состояния в другое путем воздействия на ее переменные. Однако в более широком смысле термин “регуляция” включает в себя и процессы управления. В таком более широком смысле этот термин употребляется и в биологии. Регуляция обеспечивает гомеостаз организма, то есть сохранение постоянства параметров внутренней среды; она необходима также для его развития и адаптации к изменяющимся условиям внешней среды. На всех уровнях организации гомеостаз обеспечивается отрицательными обратными связями. Например, интенсивная транспирация (испарение воды растением), приводящая к дефициту воды в тканях листа, вызывает сужение устьичных отверстий, что снижает испарение и восстанавливает оптимальный водный режим растения.

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ

Как известно, в процессе эволюции жизни на Земле сначала появились одноклеточные организмы и лишь затем многоклеточные. Соответственно этому формировались и системы регуляции. К внутриклеточным относятся метаболическая, генетическая и мембранная системы регуляции. Все эти системы тесно связаны между собой. Например, свойства мембран зависят от генной активности, а дифференциальная активность самих генов находится под контролем мембран. Больше того, в основе всех форм внутриклеточной регуляции лежит единый первичный принцип, который можно назвать рецепторно-конформационным. Во всех случаях белковая молекула — будь то фермент, рецептор или регуляторный белок — “узнает” специфический для нее фактор и, взаимодействуя с ним, изменяет свою конфигурацию. В мультикомпонентных комплексах ферментов, генов и мембран конформационные изменения молекул рецепторов кооперативно передаются на весь комплекс, влияя на его функциональную активность.

Метаболическая система регуляции основана на изменении функциональной активности ферментов. В живых клетках существуют несколько способов влиять на ферментативную активность [1, 2]. Из них наиболее общий — регуляция путем воздействия на ферменты таких факторов внутриклеточной среды, как ионная сила, pH, температура, давление и др. В этой неспецифической регуляции особую роль играют ионы H^+ . Большинство ферментов имеют четко выраженный максимум активности в

том или другом диапазоне рН. Изостерическая регуляция активности ферментов осуществляется на уровне их каталитических центров. Реакционная способность и направленность работы каталитического центра фермента зависят в том числе и от количества субстрата (закон действия масс). Интенсивность работы фермента определяется также наличием кофакторов: коэнзимов для двухкомпонентных ферментов (например, никотинамидадениндинуклеотида для алкогольдегидрогеназы), специфически действующих ионов двухвалентных металлов (Mg^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+}), а также ингибиторов. Активность тех или других ферментов может быть связана с конкуренцией за общие субстраты и коферменты, что является одним из способов взаимодействия различных метаболических циклов.

Некоторые ферменты, кроме каталитических (изостерических) центров, имеют также аллостерические, то есть расположенные в других местах рецепторные участки, которые служат для связывания аллостерических эффекторов (регуляторов). Как правило, аллостерические ферменты включают в себя каталитическую и регуляторную субъединицы (рис. 1). В качестве эффекторов могут выступать определенные метаболиты, гормоны или даже молекулы субстрата. В результате присоединения положительно или отрицательно действующего эффектора к аллостерическому центру происходит изменение всей структуры фермента (конформация), что приводит соответственно к активации или торможению функциональной активности каталитического центра. Примером аллостерической регуляции может служить регуляция активности фосфофруктокиназы – ключевого фермента гликолиза (анаэробной фазы биологического окисления глюкозы). Этот фермент осуществляет перенос фосфатной группы (PO_4^-) от АТФ на фруктозо-6-фосфат. Он аллостерически ингибируется фосфоенолпиру-

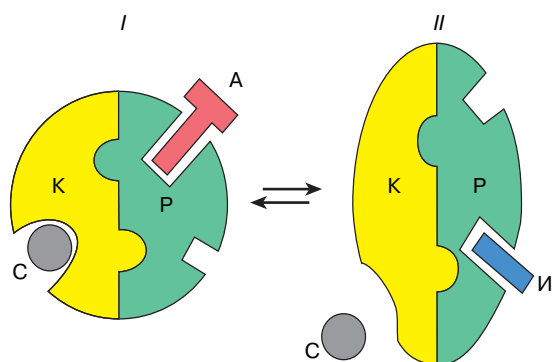


Рис. 1. Схема конформационных переходов аллостерического фермента. I – активная форма, стабилизированная эффектором-активатором (А); II – неактивная форма, стабилизированная эффектором-ингибитором (И), К – каталитическая субъединица, Р – регуляторная субъединица, С – субстрат

ватом, АТФ, лимонной кислотой. Когда концентрация этих соединений достигает высокого уровня (клетка богата энергией), окисление глюкозы через гликолиз тормозится. Наоборот, при недостатке энергии в клетке накапливается ортофосфат, который является аллостерическим активатором фосфофруктокиназы. В результате скорость гликолиза и синтеза АТФ возрастает.

Важным способом регуляции ферментативной активности является трансформация латентной формы фермента (зимогена) в активную форму. Это достигается разрушением определенных ковалентных связей в молекуле полипептида с помощью протеаз. В ходе ограниченного протеолиза от зимогена отделяется определенный участок полипептида, что превращает фермент в активную форму. Модификация структуры ферментов – еще один эффективный способ регуляции их активности. У многих ферментов активация или инактивация зависит от их фосфорилирования с участием протеинкиназ или дефосфорилирования под действием протеинфосфатаз. Существуют и другие способы модификации структуры ферментов. Потенциально активные ферменты могут не функционировать из-за их компартиментации (то есть расположения в специальных “отсеках” клетки), например в лизосомах, причем освобождению лизосомных гидролаз способствуют кислые значения рН, свободнорадикальное окисление мембранных липидов и некоторые жирорастворимые витамины и стероиды. Инактивация ферментов может происходить благодаря их связыванию со специфическими ингибиторами белковой природы, а также путем их тотального разрушения протеиназами.

Генетическая регуляция осуществляется в ходе синтеза новых белков, в том числе и ферментов, на уровне транскрипции, трансляции и процессинга [3, 4]. Молекулярные механизмы регуляции здесь те же (рН, ионы, модификация молекул, белки-регуляторы), однако сложность регуляторных систем возрастает. Роль генов состоит в хранении и передаче генетической информации. Информация записывается в хромосомной ДНК с помощью триплетного нуклеотидного кода. Информация в клетках передается благодаря синтезу РНК на матрице ДНК (транскрипция) и синтезу специализированных белков на матрице мРНК с участием рибосом, содержащих рРНК и рибосомальные белки, и тРНК (трансляция). В ходе и после транскрипции или трансляции происходит модификация (процессинг) биополимеров, транспортирующихся в места назначения. Важную роль в поддержании пространственной организации белковой молекулы и в ее транспорте к местам постоянной дислокации играют белки-шапероны [4]. Специализированные белковые молекулы в соответствии со своей “структурной” информацией путем самосборки образуют специфические комплексы, выполняющие различные функции: каталитические (ферменты), двигательные

(сократительные белки), транспортные (насосы и переносчики), рецепторные (хемо-, фото- и механорецепторы), регуляторные (белковые активаторы, репрессоры, ингибиторы), защитные (лектины) и др.

Дифференциальная активность генов зависит от действия различных факторов. Например, синтез в клетках ферментативного комплекса нитратредуктазы, восстанавливающего NO_3^- до уровня NH_3 , индуцируется как самим субстратом (нитратом), так и одним из фитогормонов – цитокинином. Известно, что ауксин и цитокинины необходимы для индукции деления растительных клеток. Избыток ауксина в этой паре фитогормонов включает генетическую программу корнеобразования, а избыток цитокинина – программу развития побега (см. ниже). Для реализации генетической информации, хранящейся в ДНК хромосом, в клетке существует сложная система регуляции, не все стороны которой в настоящее время известны.

Мембранная регуляция осуществляется благодаря изменениям в мембранном транспорте, связыванию или освобождению ферментов и регуляторных белков и путем изменения активности мембранных ферментов [5]. Все функции мембран – барьерная, транспортная, осмотическая, энергетическая, рецепторно-регуляторная и др. – одновременно являются и различными сторонами механизма регуляции внутриклеточного обмена веществ. Причем особое значение во всех этих механизмах имеет система мембранных хемо-, фото- и механорецепторов, позволяющих клетке оценивать качественные и количественные изменения во внешней и внутренней среде и в соответствии с этим изменять функциональную активность клетки.

Обобщенная и упрощенная схема рецепции и трансдукции (преобразования) сигналов из внешней для клетки среды у животных и растений принципиально одинакова и выглядит следующим образом (рис. 2). Биологически важный (адекватный) сигнал (гормон, химический компонент пищи и др.) связывается с α -субъединицей своего специфического белка-рецептора. В результате возрастает активность рецепторной протеинкиназы (если она имеется) и происходит аутофосфорилирование β -субъединицы рецептора, переводящее ее в конформационно активное состояние. Это состояние обеспечивает рецептору возможность взаимодействия с G-белком, который, связывая GTP, активирует ферменты-эффекторы (фосфолипазу C и др.). Эти ферменты индуцируют появление большого количества внутриклеточных мессенджеров (посредников), в результате чего происходит многократное усиление сигнала. В роли внутриклеточных мессенджеров, передающих сигнал в клетку, выступают инозитол-3-фосфат, циклический АМР, диацилглицерол, ионы Ca^{2+} и др. Многие из этих посредников активируют специфические протеинкиназы, которые, в свою очередь фосфорилируя и таким образом изменяя функциональную активность белков, при-

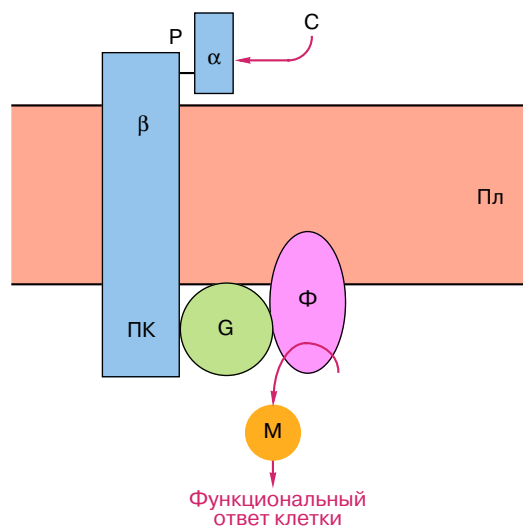


Рис. 2. Схема рецепции клеткой сигнала из внешней среды и трансдукция его действия в адаптивный ответ клетки. Пл – плазмалемма, С – сигнал, Р – рецептор, α , β – субъединицы рецептора, ПК – протеинкиназный домен β -субъединицы рецептора, G-белок – регуляторный белковый комплекс, Ф – усилительная ферментная система (например, фосфолипаза C, аденилатциклаза); М – внутриклеточный мессенджер (посредник): инозитолтрифосфат, Ca^{2+} и др.

водят к адекватному ответу на внешний сигнал. Существенную роль в трансдукции сигнала играют также сдвиги в состоянии мембранных липидов: их фосфорилирование, дефосфорилирование, метилирование и т.д.

МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ

С появлением многоклеточных организмов развиваются и совершенствуются межклеточные системы регуляции, охватывающие взаимодействия клеток, тканей и органов. Они включают в себя по крайней мере трофическую, гормональную и электрофизиологическую системы. Такие взаимодействия сразу обнаруживаются при попытках культивировать те или иные части и органы растений в изолированном виде. Во всех случаях для поддержания жизни изолированных частей в инкубационную среду необходимо добавлять трофические и гормональные факторы, в норме поступающие из других органов целого растения.

Трофическая регуляция – взаимодействие с помощью питательных веществ – наиболее простой способ связи между клетками, тканями и органами. У растений корни и другие гетеротрофные органы зависят от поступления ассимилятов – продуктов, образующихся в листьях в процессе фотосинтеза. В свою очередь, надземные части нуждаются в минеральных веществах и воде, поглощаемых корнями из почвы. Корни используют ассимиляты, поступа-

ющие из побега, на собственные нужды, а часть трансформированных органических веществ движется в обратном направлении. Изолированные корни в стерильных условиях для нормального развития помимо минеральных веществ и сахара нуждаются еще и в некоторых витаминах, таких, как V_1 , V_6 и никотиновая кислота. Очевидно, витамины поступают в корни из побегов. Однако трофическая регуляция носит скорее количественный, чем качественный, характер. При ограниченном питании у растений, как правило, развитие продолжается в соответствии с внутренними закономерностями, но у них формируются органы уменьшенного размера и сокращается количество листьев, плодов и семян. Интересно, что при этом конечная величина сформировавшихся семян (даже если это одно семя) мало отличается от нормы. Все это указывает, что наряду с трофическими взаимодействиями в растительном мире функционируют более совершенные системы регуляции, обеспечивающие взаимодействие всех его частей.

Гормональная система – важнейший фактор регуляции и управления у растений [7–10]. Фитогормоны – ауксин (индолил-3-уксусная кислота), цитокинины (зеатин, изопентениладенин), гиббереллины, абсцизовая кислота, этилен – сравнительно низкомолекулярные органические вещества с высокой физиологической активностью, присутствующие в тканях в очень низких концентрациях (пикограммы и нанogramмы на 1 г сырой массы), с помощью которых клетки, ткани и органы взаимодействуют между собой. Как правило, фитогормоны вырабатываются в одних тканях, а действуют в других, однако в некоторых случаях они функционируют в тех же клетках, где образуются. Характерной особенностью фитогормонов, отличающей их от других физиологически активных веществ (витаминов, микроэлементов), является то, что они включают физиологические и морфогенетические программы, например такие, как корнеобразование, созревание плодов и т.д.

Место синтеза индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) – развивающиеся почки и молодые, растущие листочки. Отсюда ауксин полярно передвигается по живым клеткам проводящих пучков до кончиков корней со скоростью 0,5–1,5 см/ч. Цитокинины образуются в апексе корня и по сосудам ксилемы пассивно транспортируются во все части растения. Синтез гиббереллинов и абсцизовой кислоты (АБК) происходит в листьях, откуда они переносятся в другие части растения по ситовидным трубкам флоэмы. Оба эти фитогормона образуются и в кончиках корней (рис. 3). Синтез этилена в наибольшем количестве наблюдается там, где высока концентрация ИУК. Кроме того, большое количество как АБК, так и этилена накапливается в любых органах, находящихся в состоянии стресса. Поэтому эти фитогормоны часто называют стрессовыми. В частности, при недостатке воды в замыкающих

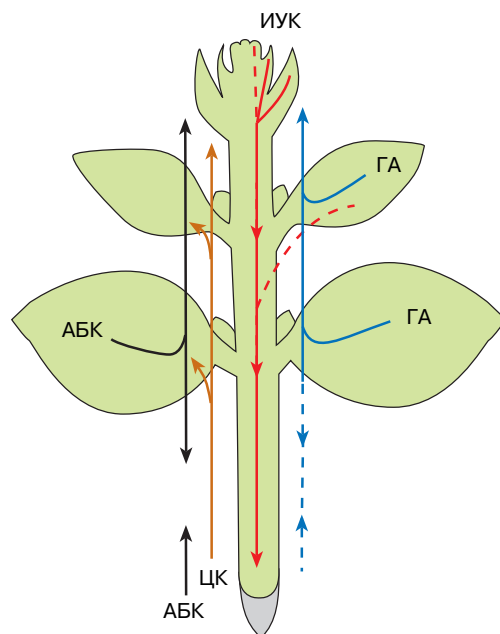


Рис. 3. Места преимущественного образования и направления транспорта фитогормонов в целом растении. АБК – абсцизовая кислота, ГА – гиббереллины, ИУК – индолил-3-уксусная кислота, ЦК – цитокинины

клетках устьиц быстро возрастает содержание АБК, которая индуцирует закрывание устьичных щелей, снижая таким образом интенсивность транспирации.

Каждый из перечисленных фитогормонов является основой системы, включающей в себя ферменты синтеза, связывания (конъюгирования) и освобождения гормона из связанного состояния, способы мембранного и дальнего транспорта, механизмы действия, которые определяются наличием рецепторов и их локализацией, и, наконец, ферменты, кофакторы и ингибиторы разрушения фитогормона (рис. 4). В свою очередь, системы отдельных классов фитогормонов связаны в единую гормональную систему. Эта связь осуществляется на уровне как метаболизма фитогормонов, так и механизма их действия.

Активные формы фитогормонов действуют только на компетентные к этим фитогормонам клетки, то есть на клетки, в мембранах и цитоплазме которых присутствуют рецепторы специфические для этих фитогормонов. Взаимодействие фитогормона со своим рецептором запускает цепь реакций преобразования гормонального сигнала в функциональные ответы клетки (см. рис. 2). Эти ответы могут быть разными в зависимости от типа рецепторов, концентрации фитогормона и соотношения этой концентрации с уровнем других фитогормонов, а также от взаимосвязи рецептора с теми или другими молекулярными комплексами, участвующими в трансдукции гормонального сигнала.

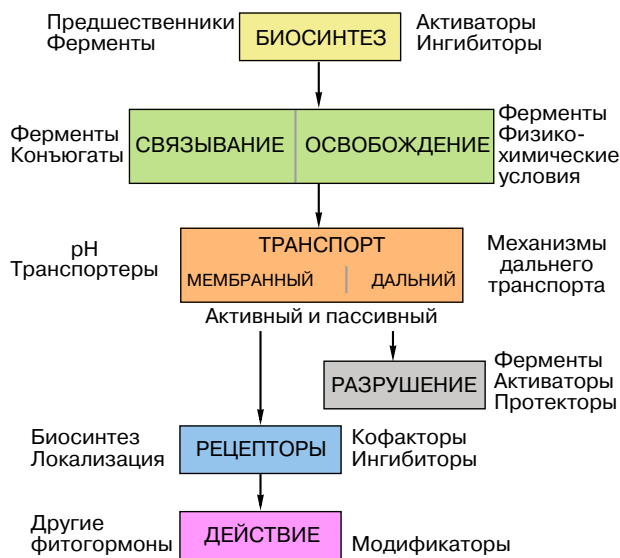


Рис. 4. Основные компоненты системы фитогормонов

Электрофизиологическая система регуляции у растений включает в себя возникновение градиентов биоэлектрод потенциалов (БЭП) между разными частями растения и генерацию распространяющихся потенциалов (потенциала действия и вариабельного потенциала) [11, 12]. Градиенты БЭП возникают благодаря различию величин мембранного потенциала (МП) в клетках разных тканей, зон и органов растительного организма. Эти градиенты не остаются постоянными, а совершают медленные периодические колебания, обусловленные изменениями условий внутренней и внешней среды. Разность потенциалов между любыми частями растения не может превышать 100–200 мВ, так как эти величины соответствуют максимальной величине МП растительных клеток. Потенциалы действия (ПД) представляют собой электрические импульсы деполяризации МП продолжительностью 1–60 с и распространяющиеся по плазматической мембране через плазмодесмы из клетки в клетку со скоростью 0,1–1,0 см/с [11, 12]. ПД индуцируется лишь при достижении критического уровня деполяризации МП плазмалеммы и перемещаются по живым клеткам проводящих пучков. Вариабельные потенциалы возникают при градуальном изменении МП плазмалеммы и распространяются по плазматическим мембранам и плазмодесмам в виде медленных волн с периодом 1–10 мин. Распространяющиеся потенциалы индуцируются, как правило, при резких и сильных воздействиях на клетки факторов внешней и внутренней среды. Как распространяющиеся потенциалы, так и градиенты БЭП у растений, очевидно, выполняют, как и у животных, информационные функции. Хорошо известным примером сигнальной функции электрических импульсов служит двигательная реакция у *Mimosa pudica* L.

(складывание листочков, опускание черешков и веток), которая запускается ПД. Наложение извне разности потенциалов на части растения оказывает влияние на интенсивность их роста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все три межклеточные системы регуляции тесно взаимосвязаны. Фитогормоны оказывают влияние на функциональную активность мембран и транспорт трофических факторов. Электрическая сигнализация действует на транспорт ионов, метаболитов, в том числе фитогормонов и т.д. Важно подчеркнуть, что межклеточные системы регуляции на клеточном уровне действуют только через внутриклеточные системы регуляции, то есть через метаболическую, генетическую и мембранную системы. Таким образом осуществляется принцип иерархии систем регуляции в целом растительном организме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чернов Н.Н. Ферменты в клетке и пробирке // Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 5. С. 28–34.
2. Кретович В.Л. Введение в энзимологию. М.: Наука, 1986. 336 с.
3. Корочкин Л.И. Как гены контролируют развитие клеток // Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 1. С. 17–22.
4. Гвоздев В.А. Механизмы регуляции активности генов в процессе транскрипции // Там же. С. 23–31.
5. Наградова Н.К. Внутриклеточная регуляция формирования нативной пространственной структуры белков // Там же. № 7. С. 10–18.
6. Болдырев А.А. Введение в биохимию мембран. М.: Высш. шк., 1986. 112 с.
7. Кулаева О.Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка: 41-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1982. 84 с.
8. Кулаева О.Н. Как регулируется жизнь растений // Соросовский Образовательный Журнал. 1995. № 1. С. 20–27.
9. Полевой В.В. Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 248 с.
10. Полевой В.В. Роль ауксина в системах регуляции у растений: 44-е Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1986. 80 с.
11. Опритов В.А. Электричество в жизни животных и растений // Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 9. С. 40–46.
12. Опритов В.А. Электрические сигналы у высших растений // Там же. № 10. С. 22–27.

* * *

Всеволод Владимирович Полевой, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой физиологии и биохимии растений Санкт-Петербургского государственного университета, вице-президент Общества физиологов растений при РАН. Основные научные интересы: мембранная, гормональная и электрофизиологическая системы регуляции у растений, механизмы морфогенеза, эволюционная физиология растений. Автор более 260 научных работ, в том числе двух монографий, учебника и двух учебных пособий.