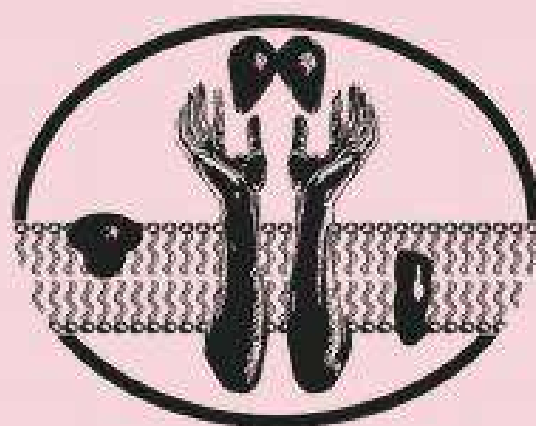


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК, ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК,  
ИНСТИТУТ БИОФИЗИКИ КЛЕТКИ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК –  
ОБОСОБЛЕННОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО  
ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ  
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ЦЕНТР «ПУЩИНСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР БИОЛОГИЧЕСКИХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ

# РЕЦЕПТОРЫ И ВНУТРИКЛЕТОЧНАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ

22–26 мая 2023 г.



СБОРНИК СТАТЕЙ

Том 1

Под редакцией  
А.В. Бережнова, В.П. Зинченко

Пущино  
2023

УДК 576.3  
ББК 28.05  
Р 45

Состав научного оргкомитета:  
д.б.н., проф. *Зинченко В.П.* – председатель,  
к.б.н. *Бережнов А.В.*, к.б.н. *Федотова Е.И.*,  
чл.-корр. РАН, проф. *Колесников С.С.*

Локальный оргкомитет:  
к.б.н. *Надеев А.Д.*, к.б.н. *Мальцева В.Н.*, к.б.н. *Теплов И.Ю.*,  
к.б.н. *Гайдин С.Г.*, к.б.н. *Косенков А.М.*, *Ларюшкин Д.П.*, *Крицкая К.А.*

**Р45 Рецепторы и внутриклеточная сигнализация. Сборник статей. Том 1. /**  
Под редакцией А.В. Бережнова, В.П. Зинченко – Серпухов:  
Типография Пятый Формат, 2023. – 381 с.

ISBN 978-5-6049994-1-7 (Т. 1)

ISBN 978-5-6049994-0-0

С 22 по 26 мая 2023 г. в г. Пущино проходила Международная конференция «Рецепторы и внутриклеточная сигнализация». В сборнике представлены тексты 152 статей по материалам докладов участников конференции.

В первый том вошли разделы:

- общие вопросы сигнализации;
- кальциевая сигнализация;
- сигнализация в мышечных клетках и нейронах;
- внеклеточные везикулы и межклеточная коммуникация;
- сигнализация с участием митохондрий. Бисэнергетика.

Второй том содержит разделы:

- сигнализация с участием ионных каналов и рецепторов;
- сигнализация в синапсе;
- сигнализация при апоптозе и в условиях стресса. Активные формы кислорода в системе внутриклеточной сигнализации;
- действие физиологически активных соединений. Фармакологические мишени внутриклеточной сигнализации;
- сигнализация в растительных клетках и у прокариот;
- особенности сигнализации в стволовых и опухолевых клетках;
- новые подходы и методы клеточных исследований.

УДК 576.3  
ББК 28.05

ISBN 978-5-6049994-1-7 (Т. 1)  
ISBN 978-5-6049994-0-0

© Институт биофизики клетки Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный исследовательский центр «Пущинский научный центр биологических исследований Российской академии наук», 2023

## СИГНАЛИЗАЦИЯ В РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТКАХ И У ПРОКАРИОТ

СТИМУЛИРУЮЩЕЕ ДЕЙСТВИЕ АНТИОКСИДАНТОВ НА  
ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ  
БЛОКИРОВАНИЯ КАЛЬЦИЕВЫХ КАНАЛОВ

*Будаговская Н.В.*

629

ГИГАНТСКИЙ БЕЛОК ГИГАНТСКИХ T4-РОДСТВЕННЫХ  
БАКТЕРИОВИРУСОВ, ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ТРАНСДУКЦИОННЫХ  
ПЕРЕНОСЧИКОВ ОПЕРОНОВ, СОДЕРЖИТ  
Ca<sup>2+</sup>-СВЯЗЫВАЮЩИЙ ДОМЕН КАЛЕКСЦИТИНА

*Булавица М.К., Лу Иньхуа, Зимин А.А.*

632

СТИГМАСТЕРИН – СТРЕССОВЫЙ СТЕРИН  
РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

*Валитова Ю.Н., Хабибрахманова В.Р., Бабаев В.М., Уваева В.Л.,  
Ренкова А.Г., Галеева Е.И., Рахматуллина Д.Ф., Митибаева Ф.В.*

636

РОЛЬ ПЕРОКСИДА ВОДОРОДА В РЕГУЛЯЦИИ  
ПОГЛОЩЕНИЯ КВАНТОВ СВЕТА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИМ  
АППАРАТОМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

*Ветошкина Д.В., Балаиов Н.В., Борисова-Мубаракишина М.М.*

645

ОСНОВНЫЕ И АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ПУТИ СИГНАЛИНГА  
АУКСИНА И ИХ РАЗЛИЧИЯ У МОНО-, ДИ- И  
ТЕТРАПЛОИДНЫХ ВАРИАНТОВ КАРТОФЕЛЯ

*Ломин С.Н., Колачевская О.О., Архитов Д.А., Романов Г.А.*

647

ТКАНЕВАЯ И ОРГАНАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ ЦИТОКИНИНОВЫХ  
РЕЦЕПТОРОВ КАРТОФЕЛЯ. ВЛИЯНИЕ САХАРОЗЫ НА  
ЭКСПРЕССИЮ ГЕНОВ СЕНСОРНЫХ ГИСТИДИНКИНАЗ

*Мякушина Ю.А., Колачевская О.О., Гетман И.А.,*

*Синькевич И.А., Архитов Д.В., Бравкова Е.В., Романов Г.А.*

652

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ПОВЕРХНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ –  
СЕНСОРА НЕЙРОТРАНСМИТТЕРОВ (БИОМЕДИАТОРОВ)

*Роцина В.В., Яшин В.А., Куньев А.Р., Фатерыга В.В.,*

*Солтани Г.А., Призова Н.К., Хайбулаева Л.М.*

657

ПРОИЗВОДНЫЕ N6-БЕНЗИЛАДЕНИНА С АНГИЦИТОКИНИНОВЫМ  
ДЕЙСТВИЕМ СТИМУЛИРУЮТ РОСТ КОРНЕЙ  
У ПРОРОСТКОВ АРАБИДОПСИСА

*Савельева Е.М., Ословский Е.М., Романов Г.А.*

662

## ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ПОВЕРХНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ – СЕНСОРА НЕЙРОТРАНСМИТТЕРОВ (БИОМЕДИАТОРОВ)

Рощина В.В.<sup>1</sup>, Яшин В.А.<sup>1</sup>, Куньев А.Р.<sup>1</sup>, Фатерыга В.В.<sup>2</sup>,  
Солтани Г.А.<sup>3</sup>, Призова Н.К.<sup>1</sup>, Хайбулаева Л.М.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биофизики клетки, ФБГУН Пущинский биологический центр  
РАН, Пущино, Россия

<sup>2</sup>Карадагская биологическая станция им. Т.И. Вяземского, Карадагский  
госзаповедник, Институт южных морей РАН, Феодосия, Крым, Россия

<sup>3</sup>Дендрарий ФГБУ «Сочинский национальный парк» Министерства  
природных ресурсов РФ, Сочи, Россия

**Введение.** Еще до появления нервной системы животных ацетилхолин и биогенные амины, соединения, теперь известные как нейротрансмиттеры, присутствовали в растительных и микробных клетках. Их функции, возможно, менялись в ходе эволюции [1]. Присутствие ацетилхолина и биогенных аминов катехоламинов, серотонина, гистамина было обнаружено на поверхности и в выделениях растительной клетки, внутри нее и в изолированных органеллах [1,2]. Развиваются представления о существовании общих сигнальных механизмов во всех живых организмах с участием этих соединений [3]. Целью данной публикации является оценка возможностей дальнейших исследований, рассмотрение новых проблем и подходов.

**Присутствие нейротрансмиттеров внутри клетки и на поверхности.** Известно, что эти соединения служат сигналами во внутриклеточных и межклеточных контактах, регулируют реакции роста и развития. На рис. 1 приведены примеры обнаружения биогенных аминов и фермента холинэстеразы как маркера присутствия ацетилхолина у организмов, стоящих на самой низкой ступени развития растений – одноклеточных диатомовых водорослей *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compere из сем. Bacillariophyta, многоклеточных харовых водорослей *Chara vulgaris* L. (сем. Characeae), одноклеточных вегетативных микроспор хвоща полевого *Equisetum arvense* L. (сем. Equisetaceae) и покрытосеменного растения *Actinidia chinensis* Planch. (сем. Actinidaceae). Гистохимический анализ с реагентами на холинэстеразу (Fast Red TR salt дает красное окрашивание в реакции с  $\beta$ -нафтилацетатом). Дофамин и гистамин (реакции с соответственно с глиоксидовой кислотой и о-фталевым альдегидом) обнаруживает флуоресценция в голубой области спектра 460-470 нм (табл. 1). Этими методами показана локализация нейротрансмиттеров в клетке. Они встречаются в выделениях с поверхности клеток, в секретах и секреторных клетках, а также могут быть внутри клеток, именно в органеллах – хлоропластах, ядрах и вакуолях [2]. Есть данные о

нахождении биогенных органов размножения - вегетативных спорах хвоща и папоротника. В табл. 1 приведены примеры гистохимического анализа этих соединений для клеток и секретов диатомеи *Ulnaria* и папоротника *Asplenium*.

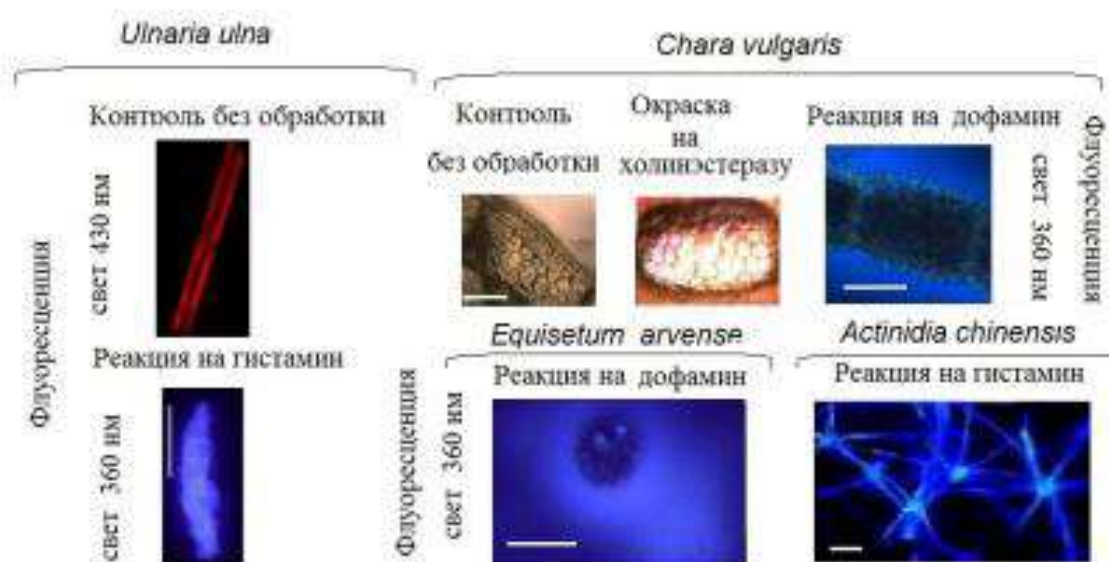


Рис. 1. Реакции на холинэстеразу как маркера ацетилхолина и биогенные амины в растениях, находящихся на различных этапах эволюции. Масштаб для *Ulnaria* и *Chara* 100 мкм, для *Equisetum* и *Actinidia* – 30 мкм.

Табл. 1. Биогенные амины у диатомовых водорослей *Ulnaria ulna* L. и вегетативных спорах папоротника листовика обыкновенного *Asplenium scolopendrum* L.

Вид растения	Флуоресценция при 460 нм, условных единиц			
	Контроль, аутофлуоресценция	после гистохимических реакций на		
		дофамин	гистамин	серотонин
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compere	10.3 ± 0.1	60.7 ± 0.2	34.0 ± 7.0	14.4 ± 0.2
<i>Asplenium scolopendrium</i> L. спора	15.5 ± 0.2	39.2 ± 0.9	102.8 ± 4.0	32.6 ± 2
	0	57.4 ± 6.0	71 ± 5	14.4 ± 2

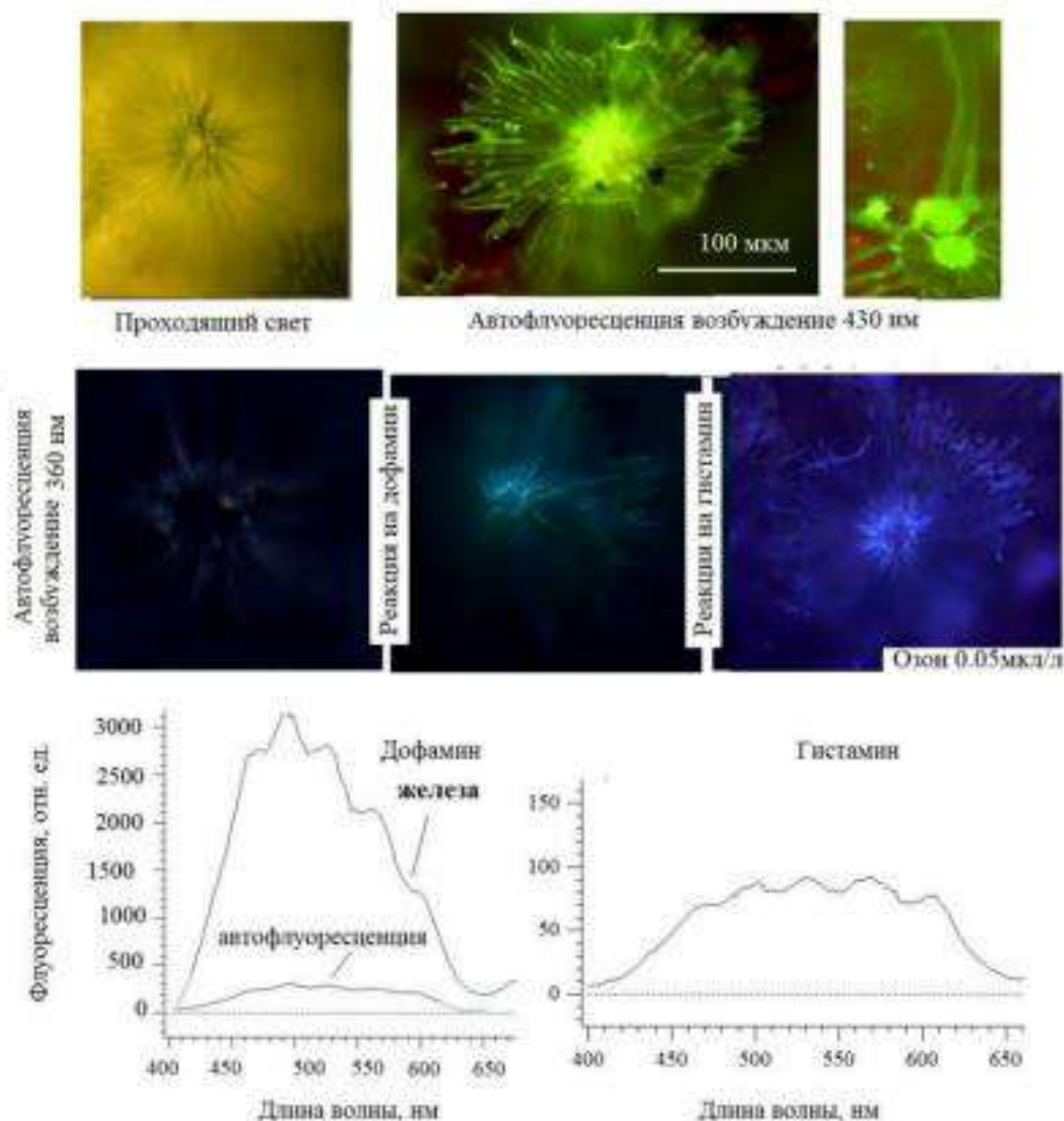
Экзогенные биогенные амины оказывают влияние на рост и развитие не только высокоорганизованных многоклеточных растительных организмов, но и одноклеточных, и тем самым играют значительную роль в жизни растений. Соединения, такие как дофамин и гистамин, могут быть у некоторых видов при норме, но часто появляются при стрессе. Они накапливаются под воздействием различных стрессовых факторов, как абиотических, так и биотических при биоценозе. Растения подвергаются

ультрафиолетовому облучению, озону, засолению, засухе, дефициту питательных веществ и так далее. Во многих случаях появление биогенных аминов является реакцией на факторы окружающей среды. Наиболее изученными являются экзогенные эффекты дофамина на растения, подвергшиеся абиотическому повреждению факторами, влияющими на физиологическое состояние целых растительных организмов [2,3]. Также есть первые данные, связанные с ролью гистамина [2]. Биотические факторы, такие как биоценотические взаимодействия между различными живыми организмами (растениями, животными, микробами), также могут играть роль в появлении стресса, где участвуют биогенные амины и ацетилхолин [2].

В таблице 2 показано влияние экзогенных нейротрансмиттеров и их антагонистов на развитие диатомовых водорослей *Ulnaria ulna* L. Заметное увеличение числа клеток наблюдали в вариантах с гистамином и серотонином в концентрациях  $10^{-6}$ - $10^{-5}$  М, тогда как у ацетилхолина при концентрации  $10^{-4}$  М. Все использованные антагонисты d-тубокурарин, мускарин (блокаторы рецепторов ацетилхолина), иохимбин (блокатор дофаминовых рецепторов), тавегид (блокатор гистаминовых рецепторов) и инмекарб (блокатор серотониновых рецепторов) в разной степени снижали количество клеток. На их фоне добавление нейротрансмиттеров не приводило к увеличению количества клеток в образцах. Таким образом, самые примитивные одноклеточные организмы проявляют заметную чувствительность к нейротрансмиттерам и их антагонистам, что указывает на возможный механизм рецепции, сходный с тем, что наблюдается у млекопитающих.

**Табл. 2.** Влияние экзогенных нейротрансмиттеров и их антагонистов на рост и развитие у диатомовых водорослей *Ulnaria ulna* L. (Число флуоресцирующих красным светом клеток в 10 полях зрения люминесцентного микроскопа). Без добавок  $63 \pm 6$  клеток

Вещество	$10^{-6}$ М	$10^{-5}$ М	$10^{-4}$ М
Ацетилхолин	$58 \pm 6$	$40 \pm 7$	$103 \pm 8$
Дофамин	$24 \pm 2$	$22 \pm 1$	$2.3 \pm 0.1$
Гистамин	$124 \pm 8$	$88 \pm 7$	$67 \pm 2$
Серотонин	$90 \pm 6$	$52 \pm 5$	$9 \pm 1$
d-Тубокурарин	$56 \pm 7$	$54 \pm 6$ желтые клетки	$46 \pm 6$
Мускарин	$13 \pm 3$	0	0
Иохимбин	$14 \pm 2$	$38 \pm 5$	$17 \pm 6$
Тавегил	$10 \pm 3$	$8 \pm 2$	0
Инмекарб	$3 \pm 1$	$5 \pm 1$	$12 \pm 2$



**Рис. 2.** Гистохимические реакции на дофамин и гистамин в секреторной чешуйке-железе листьев облепихи крушиновидной *Hipporhae thamnoides* L. Вверху – вид железы под люминесцентным микроскопом в проходящем свете и при возбуждении светом 360-380 нм. Внизу – спектры флуоресценции при возбуждении 360 нм.

**Поверхность клеток как сенсор нейротрансмиттеров и антинейротрансмиттерный фильтр.** Поверхность растений чувствительна к изменениям концентрации тропосферного озона, засолению, травмирующим факторам [4]. Воспринимают внешние сигналы в первую очередь компоненты клеточной стенки и плазмалеммы. Сенсорами нейротрансмиттеров могут являться и специализированные секреторные клетки поверхности (железы, волоски и др.), поскольку содержат ферменты, регулирующие их содержание, а также антинейротрансмиттеры, вещества, уменьшающие токсическое действие нейротрансмиттеров или блокирующие рецепторы. Биогенные амины часто встречаются при стрессе. Например, как это показано в секреторных

клетках облепихи (рис. 2). Было установлено заметное повреждение таких клеток в кратковременном остром опыте и при хроническом воздействии озоном [4]. Роль сенсора в этом случае выполняют компоненты клеточной стенки, действующие как антиоксиданты и возможные антинейротрансмиттеры функции антиоксидантов фенольные соединения и азулены [4]. С присутствием азуленов связан голубой цвет поверхностей, который может принадлежать этим пигментам у некоторых травянистых и древесных растений. Азулены обладают заметной антиоксидантной и антиаллергенной активностью в клетках животных. У поверхностных клеток листьев с голубой или серебристой окраской у устойчивых к озону видов (табл. 3) слой кутикулы и клеточной стенки этих растений содержали азулены. В спектрах поглощения листьев отмечены характерные для этих синих пигментов максимумы соответственно 580-585 нм и 608-610 нм, а в спектрах флуоресценции – 410 нм или 430 нм. В этом случае синие пигменты служат защитным оптическим фильтром от ультрафиолетовой радиации и озона, образуемого с ее участием.

Табл. 3. Содержание азуленов на поверхности листьев растений (10 мин экстракты этанолом, максимум 608-610 нм)

Вид растения	Азулены, мг/г сырой массы
<i>Hipporhae rhamnoides</i> L. Облепиха крушиновидная (Elaeagnaceae) листья	1.0 ± 0.1
Райграс пастбищный <i>Lolium perenne</i> L. (Graminae) листья	1.63 ± 0.1
Можжевельник высокий <i>Juniperus excelsa</i> M. Bieb (Cupressaceae) листья/ плоды	1.76/1.46 ± 0.3/0.01
Можжевельник средний <i>Juniperus x media</i> M. Bieb (Cupressaceae) листья/ плоды	0.55/2.96/ ± 0.01/0.3
Хвощ полевой <i>Equisetum arvense</i> L. вегетативные споры	1.7 ± 0.2

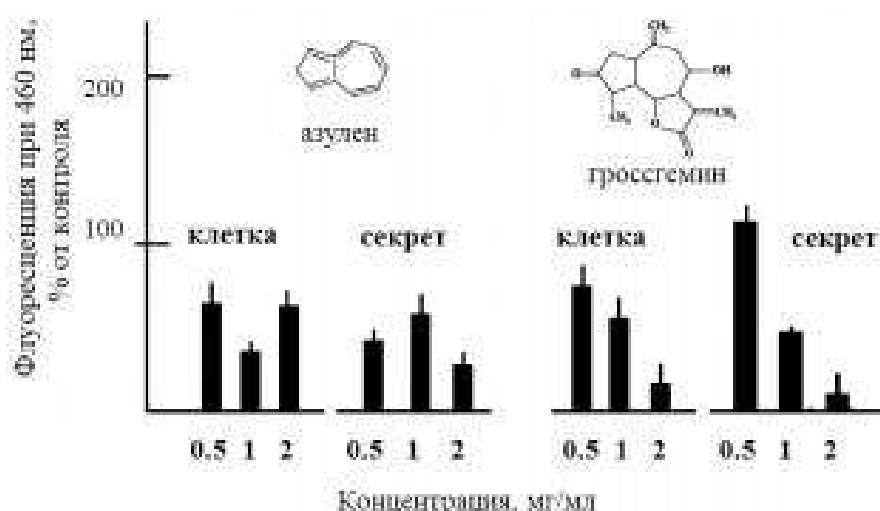


Рис. 3. Эффекты сесквитерпенов на содержание дофамина в клетках вегетативных микроспор хвоща *Equisetum arvense* в условиях засоления.



В модельных опытах на вегетативных микроспорах хвоща продемонстрированы антигистаминные свойства экзогенных азулена и проазуленовых сесквитерпенов [5]. На рис. 3 показано, что в таких же условиях обнаружено их влияние и на содержание дофамина в клетках и выделяющемся секрете в условиях засоления среды 0.1% сульфатом натрия, стимулирующего выход биогенных аминов наружу. Наибольший эффект снижения дофамина отмечен для гроссгемина и азулена, как в клетках, так и секрете (рис. 3).

**Заключение.** Соединения, известные как нейротрансмиттеры, обнаружены уже на одноклеточных растительных организмах, где выполняют сигнальную и регуляторную функции. На разных этапах эволюции растительных клеток их поверхность выполняет роль сенсора экзогенных нейротрансмиттеров и регулятора концентрации таких соединений.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Roshchina V.V.* // Adv. Exp. Med. Biology. 2016. 874: 2527.
2. *Ramakrishna A., Roshchina V.V.* // Neurotransmitters in Plants: Perspectives and Applications. CRC Press, Boca Raton. 2019. P. 147-80.
3. *Roshchina V.V., Yashin V.A., Podunay Yu.A.* // Austin Envir. Sci. 2022. 7: 107-10.
4. *Поцина В.В., Кучин А.В., Кутнев А. и др.* // Биол. Мембр. 2022. 39 (1): 54-62.
5. *Roshchina V.V., Konovalov D.A.* // Future Pharmacol. 2022; 2(2): 126-34

## ПРОИЗВОДНЫЕ N6-БЕНЗИЛАДЕНИНА С АНТИЦИТОКИНИНОВЫМ ДЕЙСТВИЕМ СТИМУЛИРУЮТ РОСТ КОРНЕЙ У ПРОРОСТКОВ АРАБИДОПСИСА

*Савельева Е.М.<sup>1</sup>, Ословский Е.М.<sup>2</sup>, Романов Г.А.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН,  
Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН,  
Москва, Россия

**Введение.** Цитокинины – это группа классических фитогормонов, образующих одну из важнейших растительных регуляторных систем [1]. Возможность управления этой системой может открыть для сельского хозяйства широкие перспективы по эффективному воздействию на рост и продуктивность растений. Главной задачей на пути к достижению этой цели является устранение негативного влияния цитокининов на корнеобразование при сохранении их многообразных позитивных эффектов (стимуляция роста надземной части растения, адаптация к стрессовым факторам и др.).