

A close-up, low-angle shot of a microscope's objective lenses and a glass slide. The scene is bathed in a dramatic blue and purple light, with a bright yellow and orange glow in the upper right corner, creating a sense of depth and scientific focus. The lenses are metallic and show some wear, while the slide is clear and slightly out of focus.

А.Г. ТКАЧЕНКО

**МОЛЕКУЛЯРНЫЕ
МЕХАНИЗМЫ
СТРЕССОРНЫХ ОТВЕТОВ
У МИКРООРГАНИЗМОВ**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ МИКРООРГАНИЗМОВ

А.Г. Ткаченко

**МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ
СТРЕССОРНЫХ ОТВЕТОВ
У МИКРООРГАНИЗМОВ**

ЕКАТЕРИНБУРГ
2012

УДК 576.36:579.25
ББК 28.4
Т48

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН **В.А. Демаков**

Рецензент
член-корреспондент РАН **И.Б. Ившина**

Ткаченко А.Г.

Т48 Молекулярные механизмы стрессорных ответов у микроорганизмов. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. – 268 с.

ISBN 978-5-7691-2275-0

Рассмотрены общие закономерности адаптации микроорганизмов к стрессу. Представлены современные данные о физиологических и генетических перестройках, происходящих в клетках микроорганизмов в ответ на стресс и направленных на выживание микроорганизмов в неблагоприятных условиях среды. Исследованы механизмы регуляции стрессорных ответов, основанные на молекулярно-генетических закономерностях физиологических функций микроорганизмов. Дано представление о специфических особенностях адаптивных ответов микроорганизмов на определенные виды стресса.

Книга адресована специалистам в области микробиологии и студентам биологических и медицинских специальностей университетов.

Ил. 73. Библиогр. 651 назв.

УДК 576.36:579.25
ББК 28.4



ISBN 978-5-7691-2275-0

© ИЭГМ УрО РАН, 2012
© Ткаченко А.Г., 2012

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	4
Глава 1. Уровни организации адаптивных реакций у микроорганизмов	6
1.1. Ферментативный уровень	6
1.2. Уровень генной экспрессии	7
1.2.1. Оперон	8
1.2.2. Регулон, регуляторные сети	9
1.2.3. Модулон	12
1.3. Механизмы проведения сигналов стресса	13
1.3.1. Двухкомпонентная система проведения сигнала	13
1.3.1.1. Гистидинпротеинкиназа	15
1.3.1.2. Регуляторы ответа	19
1.3.1.3. Рибопереключатели	21
1.3.2. Роль двухкомпонентных систем проведения сигнала в формировании модулона	24
1.3.3. Механизм проведения сигнала по типу Quorum Sensing	26
Глава 2. Механизмы транскрипционной регуляции адаптивных ответов	33
2.1. Регуляция инициации транскрипции	35
2.1.1. Специфичность взаимодействия РНК-полимеразы с промоторами	35
2.1.2. Промоторные последовательности	36
2.1.3. σ -Факторы	41
2.1.4. Транскрипционные факторы	45
2.1.5. Специфические транскрипционные регуляторы	50
2.1.6. Малые лиганды	53
2.2. Регуляция элонгации	53
2.3. Регуляция терминции	53
Глава 3. Топологические свойства ДНК как фактор глобальной регуляции генной экспрессии	56
3.1. Свойства кольцевых ковалентно замкнутых молекул ДНК	57
3.2. Факторы регуляции топологического состояния ДНК	61
3.3. Топоизомеразы – ферменты регуляции топологических свойств ДНК	66
3.4. Механизм ферментативной активности ДНК-гиразы	70
3.5. Роль ДНК-гиразы в репликации бактериальной хромосомы	71
3.6. Гомеостатический контроль суперскрученности ДНК	74
3.7. Механизмы регуляции генной экспрессии посредством изменения топологических свойств ДНК	75

3.7.1. Регуляция генной экспрессии посредством спиральной за- крутки.....	75
3.7.2. Регуляция генной экспрессии посредством изменения третичной структуры ДНК.....	78
3.7.3. Влияние условий среды на суперскрученность ДНК и генную экспрессию.....	80
3.8. Нуклеоидсвязывающие белки как фактор транскрипционной регуляции ...	84
3.8.1. Роль белка HU в создании архитектуры нуклеоида и регуляции транскрипции.....	84
3.8.2. Роль гистоноподобного белка H-NS как глобального репрессора транскрипции у микроорганизмов.....	86
3.8.3. Функциональная активность ДНК-связывающего белка FIS.....	89
3.8.4. Роль IHF в функциональной регуляции ДНК.....	91
3.8.5. Функции белка Dps.....	92
Глава 4. Механизмы общего стрессорного ответа	94
4.1. Стринджент-ответ	94
4.2. Роль токсин-антитоксиновых модулей в адаптации к стрессу.....	99
4.3. <i>rpoS</i> – регулон общего ответа на стресс.....	107
4.3.1. Регуляция транскрипции <i>rpoS</i>	110
4.3.2. Регуляция экспрессии <i>rpoS</i> на уровне трансляции	116
4.3.3. Регуляция протеолиза σ^S	120
Глава 5. Механизмы адаптации к основным видам стресса	125
5.1. Стресс углеродного и энергетического голодания. Катаболитная репрессия.....	125
5.1.1. Механизм катаболитной репрессии	129
5.1.2. Механизм исключения индуктора.....	131
5.1.3. Регуляция активности генов <i>pts</i> -регулона	132
5.2. Стресс аммонийного голодания.....	133
5.3. Тепловой шок.....	143
5.3.1. <i>rpoH</i> -регулон – главный регулон теплового шока.....	145
5.3.1.1. Транскрипционная регуляция гена <i>rpoH</i>	146
5.3.1.2. Контроль трансляции σ^{32}	147
5.3.1.3. Регуляция активности σ^{32}	149
5.3.1.4. Контроль деградации σ^{32}	149
5.3.1.5. Функции регулона σ^{32}	151
5.3.2. <i>rpoE</i> -регулон – малый регулон теплового шока. Ответ стресса клеточной оболочки.....	152
5.3.3. Структура и функции белков теплового шока	162
5.3.3.1. Шапероны	162
5.3.3.2. Шаперонины	169
5.3.3.3. Протеазы.....	172
5.3.3.4. Контроль качества белков	173
5.4. Осмотический стресс	175
5.4.1. Влияние гипер- и гипосмотического шока на бактерии	177
5.4.2. Совместимые вещества, их характеристика и функции.....	179
5.4.3. Фазы клеточного ответа на гиперосмотический шок. Фаза I.....	181
5.4.3.1. Природа сигналов гиперосмотического стресса.....	181

5.4.3.2. Роль калия в адаптации микроорганизмов к гиперосмотическому стрессу	183
5.4.3.3. Электролитический баланс цитоплазмы	186
5.4.4. Фаза-II гиперосмотического шока	187
5.4.4.1. Трегалоза как основной вид совместимых веществ при стрессе	187
5.4.5. Роль осмопротекторов и особенности их транспортных систем при осмотическом стрессе	190
5.4.6. Структура и функции пориновых белков	191
5.4.7. Системы транспорта совместимых веществ	192
5.4.7.1. ProP	193
5.4.7.2. ProU	194
5.4.7.3. BetT	197
5.5. Окислительный стресс	198
5.5.1. Первичные АФК	199
5.5.2. Транспорт металлов в клетки микроорганизмов и его роль в окислительном повреждении	203
5.5.3. Типы повреждений, вызываемых АФК в основных биомолекулах микроорганизмов	205
5.5.3.1. Типы повреждений ДНК	205
5.5.3.2. Повреждения липидов	206
5.5.3.3. Повреждения белков	207
5.5.4. Системы защиты микроорганизмов от окислительного стресса ...	210
5.5.4.1. Детоксикация АФК как механизм защиты микроорганизмов от окислительного стресса	210
5.5.4.2. Супероксиддисмутазы	211
5.5.4.3. Каталазы	213
5.5.5. Механизмы ограничения образования в клетке АФК	214
5.5.6. Биосинтез биомолекул (ферментов), устойчивых к разрушительному действию АФК	215
5.5.7. Регуляция уровня ионов металлов переменной валентности	217
5.5.8. Регенерация и репарация повреждений основных биомолекул как средство защиты клеток от окислительного стресса	219
5.5.8.1. Регенерация белков	219
5.5.8.2. Репарация ДНК	221
5.5.9. Регуляция экспрессии генов окислительного стресса	224
5.5.9.1. <i>oxyR</i> -регулон	224
5.5.9.2. <i>soxRS</i> -регулон	225
Заключение	227
Список литературы	229