

УДК 577.2:577.2.01

**ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР
И АТМОСФЕРНОЙ ЗАСУХИ НА ЭКСПРЕССИЮ
ГЕНОВ БЕЛКОВ ТЕПЛОвого ШОКА
В ЛИСТЯХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ**

Р.Н. Валиуллина, Л.П. Хохлова, Н.Э. Ионова, К. Форрайтер

Аннотация

В работе исследована экспрессия генов основных классов белков теплового шока (БТШ): 90, 80, 70/1, 70/2 и 16 с помощью метода обратной транскриптазной ПЦР (RT-PCR). Эксперименты проводили на листьях проростков четырех сортов яровой пшеницы при нормальной температуре (24°C), при адаптации к повышенным температурам (35–42°C) и при стрессовых условиях (при тепловом шоке, 42°C, и одновременном действии теплового шока и засухи, 2 ч). Установлено, что экспрессия гена БТШ90 заметно проявлялась при адаптации к повышенной температуре у всех сортов. Ген БТШ80, неактивный при 24°C, в небольшой степени экспрессировался только при стрессовых условиях. Активность генов БТШ70/1 и особенно БТШ70/2, которую наблюдали у исследуемых сортов при нормальной температуре, значительно усиливалась при стрессовых воздействиях. Уровень экспрессии гена низкомолекулярного БТШ16 имел выраженную сортоспецифичность. Выявленные в работе сортовые различия в экспрессии генов исследуемых БТШ, например БТШ16, могут быть использованы в качестве молекулярных маркеров тепло- и засухоустойчивости разных генотипов яровой пшеницы.

Введение

Действие абиотических стрессов на растения яровой пшеницы, в первую очередь засухи, приводит к существенному снижению урожая. Наиболее опасна своим прямым воздействием летняя атмосферная засуха в сочетании с высокой температурой [1]. При этом для направленного повышения стресс-устойчивости растений необходимо объяснить физиологические свойства растений на молекулярно-генетической основе. Именно преодоление существующего разрыва между системными физиологическими и молекулярно-биологическими исследованиями будет способствовать во многом более полному пониманию природы стресс-устойчивости растений и разработке на этой основе надежных диагностических критериев выносливости растений.

Известно, что повышенные температуры и другие неблагоприятные факторы индуцируют синтез специфического набора белков, называемых белками теплового шока (БТШ), которые помогают клетке выжить в условиях температурного стресса. Синтез БТШ – стрессовая программа, включаемая тепловым шоком, которая осуществляется одновременно как на транскрипционном, так и на трансляционном уровнях регуляции. Как правило, это обуславливает ослабление синтеза обычных белков в клетках и переключение аппарата белкового

синтеза на синтез БТШ. В результате БТШ обнаруживаются в клетках уже через 15 мин после начала теплового шока, их синтез активируется, достигая максимума через 2–4 ч его действия, а затем начинает ослабевать [2]. Изучение генной регуляции БТШ открывает перспективы понимания резистентности клеток к стрессу [3, 4].

В связи с этим цель настоящей работы заключалась в установлении генотипически детерминированной экспрессии генов цитозольных белков теплового шока у разных сортов яровой пшеницы при нормальных, адаптивных и стрессовых температурных условиях.

1. Материалы и методы исследования

Исследования проводили на растениях четырех сортов яровой пшеницы разного эколого-географического происхождения, которые отличаются по морфотипу, продуктивности, и являются перспективными для селекции.

Тимер. Происхождение – Россия, Татарстан; разновидность – *Erythrospertum*. Колос остистый, длинный (11–15 см), рыхлый; зерно красное, крупное, масса 1000 зерен – 35–37 г; соломина высокая (90–105 см), устойчивость к полеганию средняя; вегетационный период – сорт среднепоздний; сорт лесостепного экотипа; урожайность высокая; хлебопекарные качества хорошие.

Тризо. Происхождение – Швеция; разновидность *Lutescens*. Колос пирамидальный, средний, плотный, белый; зерно окрашенное, масса 1000 зерен – 33–40 г; вегетационный период – сорт среднепоздний; хлебопекарные качества хорошие.

Дебют. Происхождение – Россия, Татарстан; разновидность *Lutescens*. Колос безостый, цилиндрический, длинный (12–14 см), рыхлый; зерно красное, крупное, масса 1000 зерен – 35–38 г; соломина выше средней высоты (75–100 см), устойчивость к полеганию средняя; вегетационный период – сорт среднеспелый, созревает за 95–105 дней; сорт степного экотипа; урожайность и хлебопекарные качества высокие, соответствуют сильной пшенице.

Омская 33. Происхождение – Россия, Сибирь; разновидность *Lutescens*. Колос цилиндрический, средней плотности, белый; зерно яйцевидное, окрашенное, хохолок длинный, масса 1000 зерен – 36–40 г; урожайность высокая; хлебопекарные качества хорошие.

В качестве объекта исследования использовали листья 9-суточных проростков. Растения выращивали в горшочках с землей при 24°C (норма). Часть 9-суточных проростков адаптировали, подвергая их постепенному действию повышенных температур в течение 3 ч (30 мин – 35°C, 30 мин – 37°C, 30 мин – 39°C, 30 мин – 40°C, 30 мин – 41°C, 30 мин – 42°C). После этого на одну часть адаптированных к повышенной температуре проростков действовали тепловым шоком при 42°C в течение 2 ч. Срезанные листья другой части растений обертывали фильтровальной бумагой и выдерживали в сушевой камере при 42°C 2 ч. Подобные условия имитировали действие засухи и теплового шока одновременно. Схема опытов при определении активности генов основных классов белков теплового шока – БТШ90, 80, 70/1, 70/2 и 16 – включала четыре варианта:

- 1) растения, выращенные при нормальной температуре;

2) растения, выращенные при 24°C и адаптированные к постепенному повышению температуры;

3) растения второго варианта, подвергнутые действию теплового шока;

4) листья растений второго варианта, подвергнутые одновременному действию теплового шока и засухи.

Выделение мРНК проводили из средней части листьев. Навеску растительной ткани (50 мг) растирали с жидким азотом и растворяли в тризоле. Далее очистку мРНК проводили методом хлороформенной экстракции с последующим осаждением изопропанолом. Осадок высушивали на воздухе и ресуспендировали в дистиллированной воде. Концентрацию мРНК определяли спектрофотометрически для четырех вариантов опыта каждого сорта.

Для проверки чистоты экстрагированной мРНК проводили ее электрофорез (нозерн-анализ) в агарозном геле, используя MOPS буфер, pH 7.0 (0.2 М морфолинопропановая сульфоновая кислота, 50 мМ ацетата натрия, 5 мМ ЭДТА). Визуализацию геля осуществляли с помощью EtBr в УФ-трансиллюминаторе («Serva», Germany) при длине волны 254 нм и фотографировали CCD-камерой «Nicon»(Япония) при той же длине волны.

Часть экстрагированной мРНК использовали для получения комплементарных ДНК (кДНК) в процессе полимеразной цепной реакции с обратной транскриптазой (RT-PCR). Реакционная смесь для RT-PCR содержала 0.6 мкл 5xFirst Strand Buffer, pH 7.0, 0.3 мкл праймера “J62” (lock-docking oligo (dT) primer), 0.3 мкл 0.1 М дитиотриэтола, 0.15 мкл ингибитора РНКазы, 0.15 мкл 10 мМ смеси нуклеотидов dNTPs (dATP, dGTP, dCTP, dTTP) и 0.15 мкл раствора обратной транскриптазы вируса лейкемии мышей Молони (M-MLV).

Полученные кДНК использовали в обычной ПЦР в качестве матрицы для получения амплификатов кДНК БТШ. Использовали следующие праймеры, подобранные с помощью программы Vector NTI:

Локус	Последовательности праймеров
БТШ90	F: 5' - GAA CAC ACT CAC ACT TA -3' R: 5' - GTC AGC CTC AGC A -3'
БТШ80	F: 5' - CAG CAC GCT CAC GAT CCG -3' R: 5' - GGT GTC GTT CTC AGG C -3'
БТШ70/1	F: 5' - ATG GAA TTG TCA TCG TTG -3' R: 5' - TCA ATT GCT GTC GAT AAA ATC -3'
БТШ70/2	F: 5' - ATG GCC AAG GGC GAG GGG -3' R: 5' - TTA GTT GTCCAC CTC CTC G -3'
БТШ16	F: 5' - ATG TCG ATC GTG AGC CGG -3' R: 5' - TCA GCC GGA GAT CTG GAT G -3'

При постановке ПЦР с кДНК использовали две системы контролей: –К (отрицательный контроль) и +К (положительный контроль). В отрицательном контроле для выявления возможного загрязнения реактивов при постановке ПЦР использовали дистиллированную воду вместо полученных кДНК-матриц. В положительном контроле для проверки работы тест-системы на получение амплификатов кДНК использовали праймеры и кДНК-матрицу *Pisum sativum*.

2. Результаты и обсуждение

Согласно современной классификации, в основу которой положены различия в молекулярных массах, выделяют пять основных классов белков теплового шока: БТШ100, 90, 70, 60 и низкомолекулярные БТШ с М.м. 15–30 кДа. Каждый из этих белков выполняет характерные функции [5–7].

В наших экспериментах у растений варианта 1, выращенных при нормальной температуре (рис. 1–4), незначительную экспрессию гена цитозольного БТШ90 наблюдали лишь у сорта Тимер (рис. 3). Однако при адаптации к повышенной температуре (вариант 2) у всех сортов происходила существенная активация этого гена, которая при дальнейших стрессовых воздействиях (варианты 3 и 4) не изменялась у сортов Дебют (рис. 2) и Тризо (рис. 4). У пшеницы сортов Омская 33 (рис. 1) и Тимер (рис. 3) в условиях адаптации, а также при совместном действии засухи и теплового шока, то есть в вариантах 2 и 4, активность гена БТШ90 была такой же высокой. Однако у них при воздействии теплового шока (вариант 3) полосы кДНК на электрофореграмме были, хотя и интенсивно окрашенными, но очень тонкими, что свидетельствует об уменьшении экспрессии данного гена.

К наиболее часто встречающимся конституционно-экспрессируемым цитозольным шаперонам в эукариотических клетках относится БТШ90 [8, 9]. Как известно, синтез цитозольного БТШ90 значительно усиливается при тепловом стрессе. Этот белок играет важную роль в клетках, поскольку влияет на функциональную активность рецепторов стероидных гормонов, образует комплексы с некоторыми протеинкиназами, изменяя их структуру и функциональное состояние. В связи с этим, отмеченная в наших опытах экспрессия генов БТШ90 в условиях адаптации может указывать на необходимость синтеза этих белков при формировании механизмов засухоустойчивости растений, хотя многое в этом направлении еще предстоит выяснить.

Гены БТШ80 не активны (полосы не визуализировались) при нормальных условиях (вариант 1) у растений трех сортов яровой пшеницы – Омская 33, Дебют и Тризо (рис. 1, 2, 4), а у сорта Тимер проявилась низкая активность данного гена. У сорта Дебют некоторая активность этого гена была отмечена в варианте 2 (рис. 2), при тепловом шоке (вариант 3) ген не экспрессировался, но достаточно хорошая активность была заметна в варианте 4 при совместном действии засухи и теплового шока. У сортов Омская 33 и Тризо ген БТШ80 не экспрессировался и в условиях адаптации (вариант 2). Незначительная активность появлялась у растений сорта Омская 33 в варианте 4 (рис. 1), а у Тризо – в варианте 3 (рис. 4). Таким образом, достаточно сильные стрессовые условия, такие как засуха и тепловой шок, незначительно влияют на активность гена БТШ80 у данных сортов. У сорта Тимер (рис. 3) едва заметная полоса кДНК появлялась при адаптации (вариант 2), несколько лучше она прослеживалась при тепловом шоке (вариант 3) и достаточно четко была заметна при одновременном действии засухи и теплового шока (вариант 4). Следовательно, при усилении стрессовых воздействий на растения данного сорта активность гена БТШ80 явно повышалась. Вероятно, включение этого гена каким-то образом может влиять на теплоустойчивость растений. Следует отметить, что имеющиеся в литературе сведения о роли БТШ80 в растениях являются малочисленными.

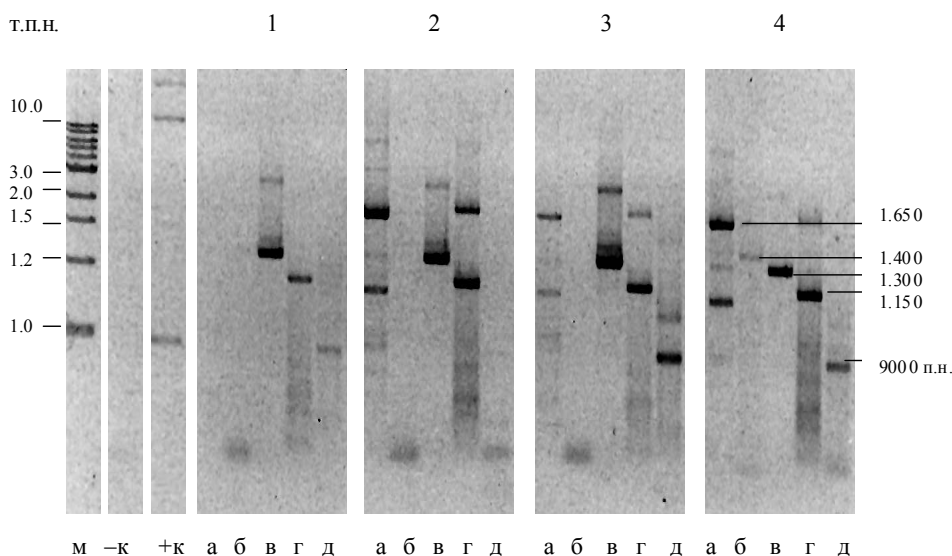


Рис. 1. Электрофореграмма амплификатов кДНК разных классов белков теплового шока яровой пшеницы сорта Омская 33:

1 – 9-суточные растения, выращенные при нормальной температуре (24°C);

2 – 9-суточные растения, выращенные при 24°C и адаптированные к повышенной температуре (30 мин – 35°C, 30 мин – 37°C, 30 мин – 39°C, 30 мин – 40°C, 30 мин – 41°C, 30 мин – 42°C);

3 – 9-суточные растения, выращенные при 24°C и адаптированные к повышенной температуре, подвергали действию теплового шока (2 ч, 42°C);

4 – листья 9-суточных растений, выращенных при 24°C и адаптированных к повышенной температуре, подвергали одновременному действию теплового шока и засухи (2 ч, 42°C).

М – маркеры молекулярного веса, т.п.н. – тысяча пар нуклеотидов, «-к» – отрицательный контроль, «+к» – положительный контроль, а – БТШ90, б – БТШ80, в – БТШ70/1, г – БТШ70/2, д – БТШ16.

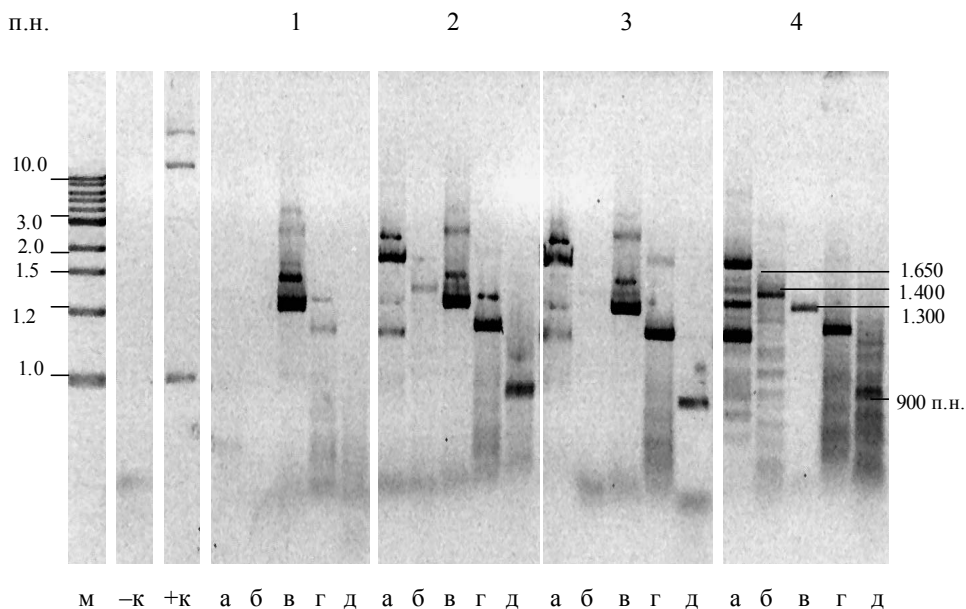


Рис. 2. Электрофореграмма амплификатов кДНК разных классов белков теплового шока яровой пшеницы сорта Дебют. Обозначения те же самые, что и на рис. 1

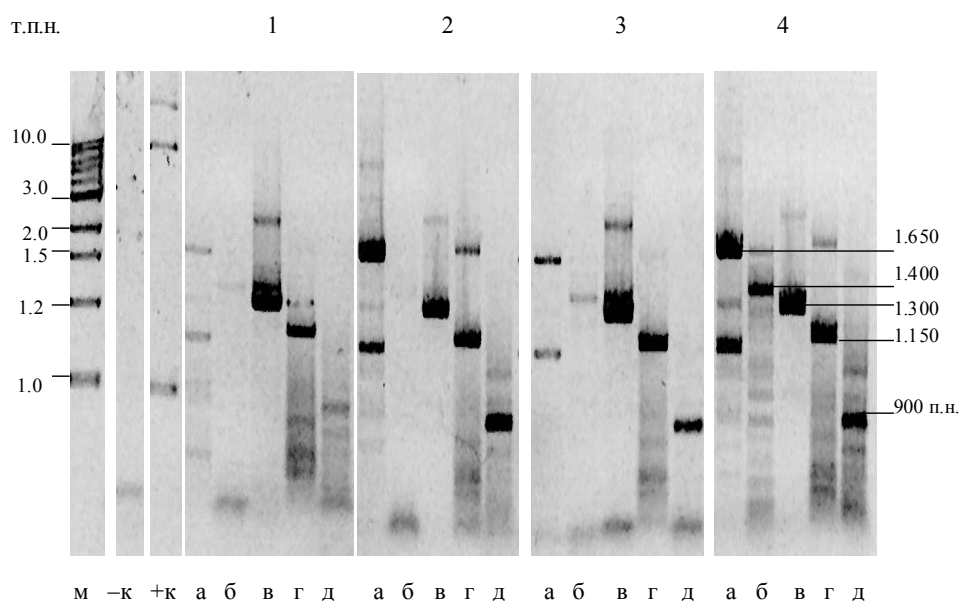


Рис. 3. Электрофореграмма амплификатов кДНК разных классов белков теплового шока яровой пшеницы сорта Тимер. Обозначения те же самые, что и на рис. 1

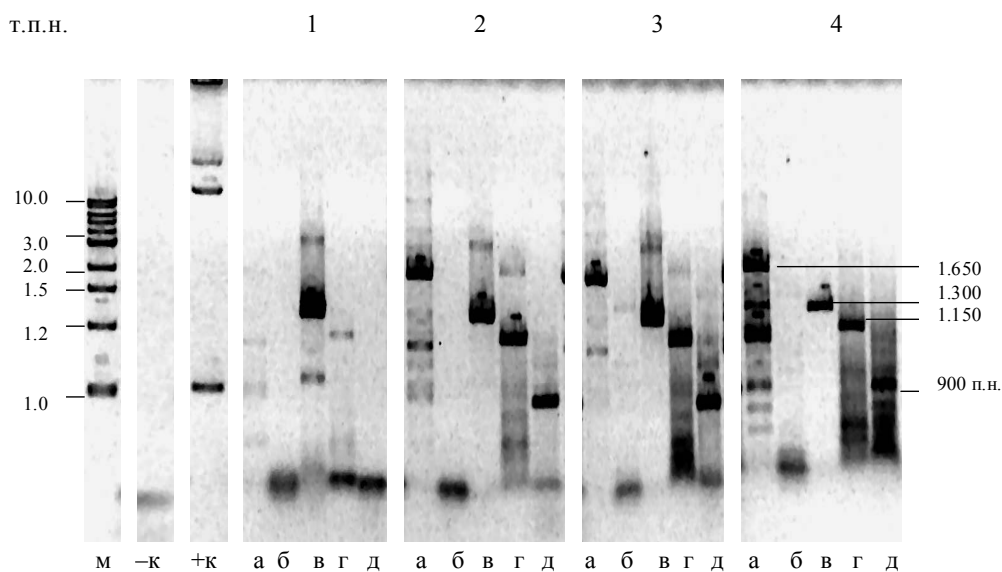


Рис. 4. Электрофореграмма амплификатов кДНК разных классов белков теплового шока яровой пшеницы сорта Тризо. Обозначения те же самые, что и на рис. 1

В своих экспериментах мы анализировали экспрессию двух видов генов БТШ70 – БТШ70/1 и БТШ70/2. Оба эти гена экспрессировались в растениях всех четырех сортов при нормальной температуре (24°C), причем ген БТШ70/1 – в гораздо большей степени, чем ген БТШ70/2 (рис. 1–4). У растений сортов Омская 33 и Тимер активность гена БТШ70/1 превышала активность гена

БТШ70/2 (рис. 1, 3) приблизительно в 2 раза, а у сортов Дебют и Тризо она оказалась еще выше (рис. 2, 4).

Адаптация растений к постепенному повышению температуры (35–42°C, вариант 2) и действие теплового шока (42°C, вариант 3) не изменяли активность гена БТШ70/1 ни у одного из исследуемых сортов. Однако в варианте 4 при одновременном воздействии засухи и теплового шока наблюдали снижение экспрессии данного гена. Это наиболее четко выражено у сорта Дебют (рис. 2) и несколько меньше – у сортов Омская 33 (рис. 1) и Тризо (рис. 4). У Тимера активность гена БТШ70/1 была одинаковой во всех 4-х вариантах (рис. 3).

В условиях адаптации (вариант 2) для гена БТШ70/2 отмечено увеличение активности, которая у сортов Омская 33, Дебют и Тимер (рис. 1, 2, 4) сохранялась на высоком уровне и при отдельном действии теплового шока (вариант 3), и при совместном влиянии теплового шока и засухи (вариант 4), тогда как у Тризо активность БТШ70/2 в варианте 4 оказалась ниже, чем в вариантах 2 и 3 (рис. 4).

Большинство БТШ имеют в клетках родственные белки, которые синтезируются при нормальной температуре постоянно или на определенных стадиях развития организма, что характерно, например, для семейства БТШ70.

Как известно, при повышении температуры резко усиливается денатурация различных белков. Активация синтеза в этих условиях БТШ70, которые обладают шапероновой активностью, может иметь значение для механизмов защиты белков от необратимого повреждения. Основная функция БТШ70, очевидно, заключается в связывании и вовлечении частично развернутых белков в АТФ-зависимый цикл [10]. БТШ70 в комплексе с АДФ удерживает на себе развернутый белок. Освобождение этого белка из комплекса с БТШ70 происходит в результате замены АДФ на АТФ за счет АТФ-азной активности БТШ70. Предполагают, что БТШ70 совершает АТФ-зависимый цикл при переносе белков через мембрану, в основе которого лежит изменение конформации БТШ70 в зависимости от связи с АТФ или АДФ [11]. С учетом сказанного, более значительное увеличение экспрессии гена БТШ70/2 при повышенных температурах по сравнению с БТШ70/1, которое мы наблюдали в своих экспериментах, может свидетельствовать о его возрастающей шапероновой активности в защитных реакциях.

Нас интересовал также вопрос о том, каким образом изменяется экспрессия гена БТШ16 при различных температурных условиях. У сортов Дебют, Тимер и Тризо (рис. 2, 3, 4) активность этого гена в варианте 1 при обычной температуре не проявлялась. Однако при адаптации к повышенной температуре (вариант 2) экспрессия данного гена усиливалась, причем очень четко она прослеживалась у Тимера и Тризо (рис. 3, 4). В дальнейшем при стрессовых условиях (варианты 3 и 4) сортовые различия несколько изменялись: у сорта Дебют активность гена оставалась на том же уровне, у сорта Тимер было заметно некоторое ее уменьшение у растений варианта 2, а у Тризо экспрессия снижалась только при совместном действии засухи и теплового шока (вариант 4). У сорта Омская 33 при нормальной температуре была обнаружена некоторая экспрессия гена БТШ16, которая при адаптации (вариант 2) отсутствовала, а при стрес-

совых условиях снова проявлялась и в варианте 3 оказалась более высокой, чем в варианте 4 (рис. 1). Эти наблюдения свидетельствуют о высокой сортоспецифичности экспрессии данного гена.

С точки зрения физиологии растений, низкомолекулярные БТШ – наиболее интригующий класс молекулярных шаперонов. Эти стрессовые белки редко экспрессируются в растениях при обычных условиях, но при действии различных стресс-факторов их содержание может составлять более 2% от всех клеточных белков, при этом они образуют так называемые цитоплазматические гранулы теплового шока [12]. Низкомолекулярные БТШ обладают значительной протеинсвязывающей способностью, сравнимой с молекулярными шаперонами других классов [13]. Функциональное значение низкомолекулярных белков теплового шока таково, что они связывают ненативные белки, которые в больших количествах образуются при стрессовых условиях или сверхэкспрессии белков. Происходящее при этом образование гранул теплового шока предотвращает появление больших неструктурированных и нефункциональных агрегатов частично денатурированных белков, что впоследствии делает возможным их репарацию посредством БТШ70 или других потенциальных АТФ-зависимых шапероновых систем [14–18]. Эта кооперация различных компонентов клеточной шапероновой системы позволяет двум ключевым функциям молекулярных шаперонов – связыванию и сворачиванию – быть разделенными в пространстве и во времени [10].

Таким образом, в данной работе выявлены генотипически детерминированные различия в степени экспрессии генов основных классов БТШ: 90, 80, 70/1, 70/2 и 16 – у разных сортов яровой пшеницы при нормальных, адаптивных и стрессовых температурных условиях. Установлено, что при стрессовых воздействиях происходит более значительная активация гена БТШ70/2, в отличие от БТШ70/1, и, исходя из этого, можно предположить возрастание его шапероновой функции при неблагоприятных условиях. При адаптации к повышенной температуре была отмечена также более высокая экспрессия гена БТШ90 по сравнению с контрольным вариантом. Ген БТШ80 оказался неактивным при 24°C и экспрессировался сортоспецифично только при стрессовых условиях. Показано, что активность гена низкомолекулярного БТШ16 также во многом зависит от сорта растений. Этот результат позволяет надеяться на возможность использования данного подхода для надежного и корректного маркирования (оценки) тепло- и засухоустойчивости различных сортов яровой пшеницы на молекулярном уровне. В таких тонких и объективных маркерах стресс-устойчивости культурных растений крайне нуждаются классическая и клеточная селекция, генно-инженерная индустрия, мониторинг агрофитоценозов и др. Молекулярные диагностикумы необходимы, в частности, при создании и скрининге более приспособленных к высокой температуре и водному дефициту сортов яровой пшеницы.

Работа поддержана партнерским договором между Казанским государственным университетом и университетом имени Ю. Либиха (г. Гиссен, Германия).

Summary

R.N. Valiullina, L.P. Khokhlova, N.E. Ionova, C. Forreiter. Effect of the supraoptimal temperatures and atmospheric drought on gene expression of heat-stress proteins in spring wheat leaves.

The gene expression of the main classes of cytosolic heat-stress proteins: Hsp90, 80, 70/1, 70/2 and sHsp16 was investigated. Messenger ribonucleic acid (mRNA) from 9 day-old plant leaves was extracted and was converted to complementary deoxyribonucleic acid (cDNA) by reverse transcription. Specific cDNAs were amplified using standard PCR techniques with specific primers retrieved from database. After PCR DNA amplifications for each of Hsps were analyzed via agarose gel electrophoresis. Experiments carried out on four lines of spring wheat contrasted by drought resistance under normal temperature (24°C), under acclimation to increased temperatures (35–42°C) and under stress conditions (heat stress 42°C and heat stress with the drought 2 h). Expression of Hsp90 was defined significantly in all cultivars under acclimation to elevated temperatures. Gene of Hsp80 inactivated at 24°C expressed only at stressful conditions. Activities of Hsp70/1 and especially Hsp70/2 genes which were detected in researched lines at normal temperature considerably increased at stressful conditions. The expression level of sHsp16 gene showed high varietal specificity. Genotypic determined differences in Hsp gene expression defined during the work allow to use the activity of some of them, namely sHsp16, as a molecular-diagnostical markers of spring wheat drought resistance.

Литература

1. *Кумаков А.В.* Физиология яровой пшеницы. – М.: Колос, 1980. – 207с.
2. *Кулаева О.Н.* Белки теплового шока и устойчивость растений к стрессу // Соросовский образов. журн. – 1997. – № 2. – С. 5–13.
3. *Nover L., Hellmund D., Neumann D.* Heat shock response of eucaryotic cells // Biol. Zentr.-Bl. – 1984. – V. 103. – P. 357–435.
4. *Кулаева О.Н., Микулович Т.П., Хохлова В.А.* Стрессовые белки растений // Современные проблемы биохимии / Под ред. Г.К. Скрябина, М.С. Одиной. – М.: Наука, 1991. – С. 174–190.
5. *Benjamin I.J., McMillan D.R.* Stress (heat shock) proteins: molecular chaperones in cardiovascular biology and disease // Circ. Res. – 1998. – V. 83. – P. 117–132.
6. *Lindquist S., Craig E.A.* The heat-shock proteins // Annu. Rev. Genet. – 1988. – V. 22. – P. 631–677.
7. *Parsell D.A., Lindquist S.* The function of heat-shock proteins in stress tolerance: degradation and reactivation of damaged proteins // Annu. Rev. Genet. – 1993. – V. 27. – P. 437–496.
8. *Hendrick J.P., Hartl F.-U.* Molecular chaperone functions of heat stress proteins // Annu. Rev. Biochem. – 1993. – V. 62. – P. 349–384.
9. *Buchner J.* Hsp90&Co. – a holding for folding // Trends. Biochem. Sci. – 1999. – V. 24. – P. 136–141.
10. *Forreiter C.* Molecular chaperones – holding and folding // Progress in Botany. – 2006. – V. 67. – P. 315–342.
11. *Glick B.S.* Can Hsp70 proteins act as force-generating motors? // Cell. – 1995. – V. 80. – P. 11–14.
12. *Wagner D., Schneider-Mergner J., Forreiter C.* Analysis of chaperone function and formation of heterooligomeric complexes of Hsp18.1 and Hsp17.7, representing two differ-

- ent cytoplasmic classes in *Pisum sativum* // J. Plant Growth. Reg. – 2005. – V. 24. – P. 226–237.
13. Van Montfort R.L.M., Basha E., Friedrich K.L., Slingsby C., Vierling E. Crystal structure and assembly of eukaryotic small heat shock protein // Nat. Struct. Biol. – 2001. – V. 8. – P. 1025–1030.
 14. Ehrnsperger M., Gräber S., Gaestel M., Buchner J. Binding of non-native protein to Hsp25 during heat shock creates a reservoir of folding intermediates for reactivation // J. EMBO. – 1997. – V. 16. – P. 221–229.
 15. Lee G.H., Roseman A.M., Saibil H.R., Vierling E. A small heat shock protein stable binds heat-denatured model substrates and can maintain a substrate in a folding-competent state // J. EMBO. – 1997. – V. 16. – P. 659–671.
 16. Veinger L., Diamant S., Buchner J., Goloubinoff P. The small heat-shock protein IbpB from *Escherichia coli* stabilizes stress-denatured proteins for subsequent refolding by a multichaperone network // J. Biol. Chem. – 1998. – V. 273. – P. 11032–11037.
 17. Lee G.H., Vierling E. A small heat shock protein cooperates with heat shock protein 70 systems to reactivate a heat-denatured protein // Plant Physiol. – 2000. – V. 122. – P. 189–197.
 18. Mogk A., Schlecker C., Friedrich K.L., Schö H.J., Vierling E., Bukau B. Refolding of substrates bound to small Hsps relies on a disaggregation reaction mediated most efficiently by Clp/BdnaK // J. Biol. Chem. – 2003. – V. 278. – P. 31033–31042.

Поступила в редакцию
29.01.07

Валиуллина Римма Науфалевна – аспирант кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского государственного университета.

E-mail: rimocheck@mail.ru

Хохлова Людмила Петровна – профессор, доктор биологических наук, заведующий кафедрой физиологии и биотехнологии растений Казанского государственного университета.

E-mail: Ludmila.Khokhlova@ksu.ru

Ионова Наталья Эрнестовна – кандидат биологических наук, ассистент кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского государственного университета.

E-mail: alekta-meg@list.ru

Форрайтер Кристоф – доктор наук, преподаватель университета имени Ю. Либиха (г. Гиссен, Германия).

E-mail: Christoph.Forreiter@bot3.bio.uni-giessen.de