

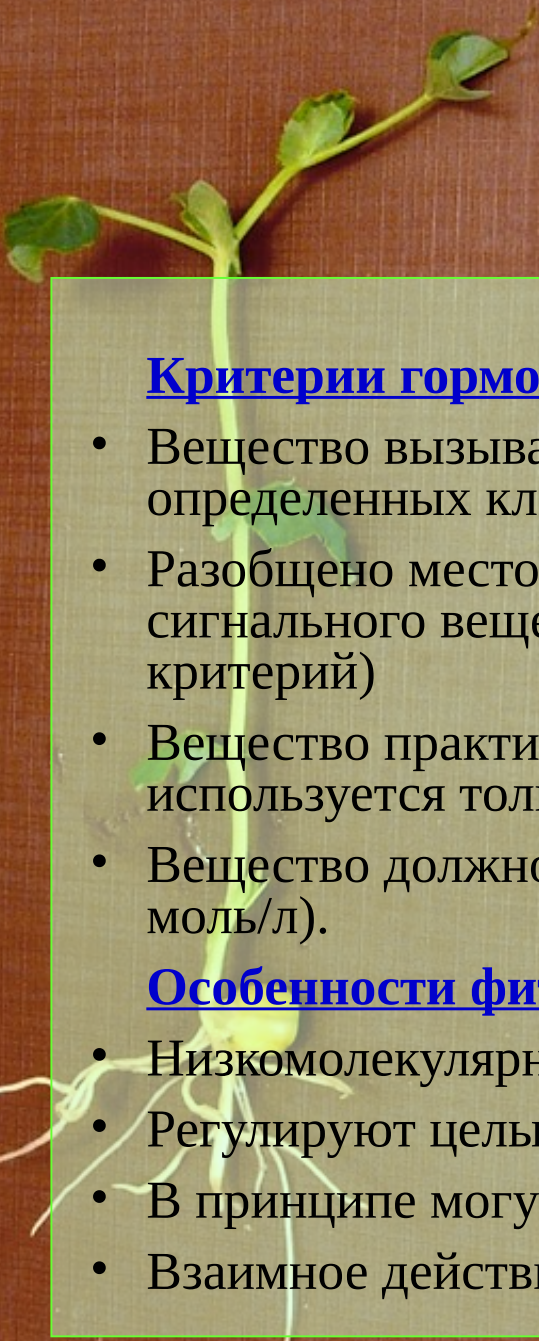


Гормональная система растений



Системы регуляции растительного организма

- Гормональная
- Электрическая
- Трофическая



Гормоны растений – эндогенные регуляторы программ развития

Критерии гормонов:

- Вещество вызывает специфический физиологический ответ у определенных клеток.
- Разобщено место синтеза и место действия, т.е. необходим транспорт сигнального вещества по растению (для растений - не строгий критерий)
- Вещество практически не играет роли в основном метаболизме клетки, используется только для сигнальных целей.
- Вещество должно действовать в низкой концентрации (начиная с 10^{-5} моль/л).

Особенности фитогормонов:

- Низкомолекулярные
- Регулируют целые программы развития
- В принципе могут синтезироваться любой клеткой растения
- Взаимное действие – «Переговоры гормонов».

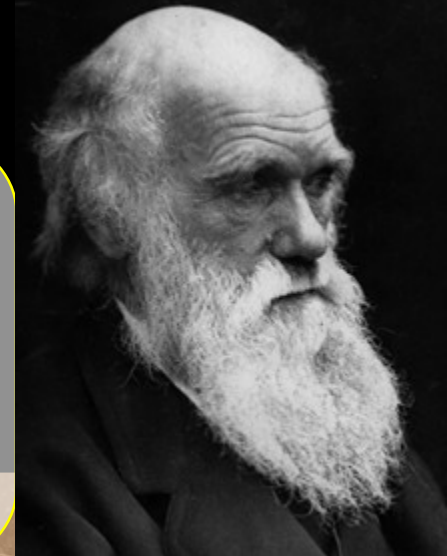
Опыт Ч. и Ф. Дарвина

Где находится
светочувствительная
часть?



Вывод:
Из апекса в зону изгиба идет сигнал.

Гипотеза:
Сигнал – это вещество

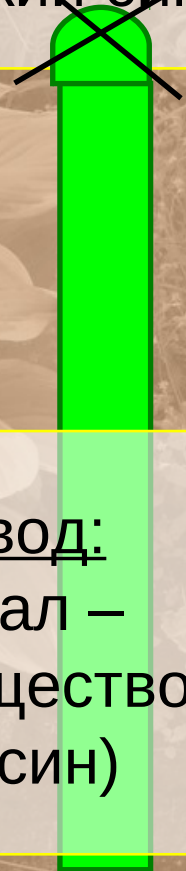
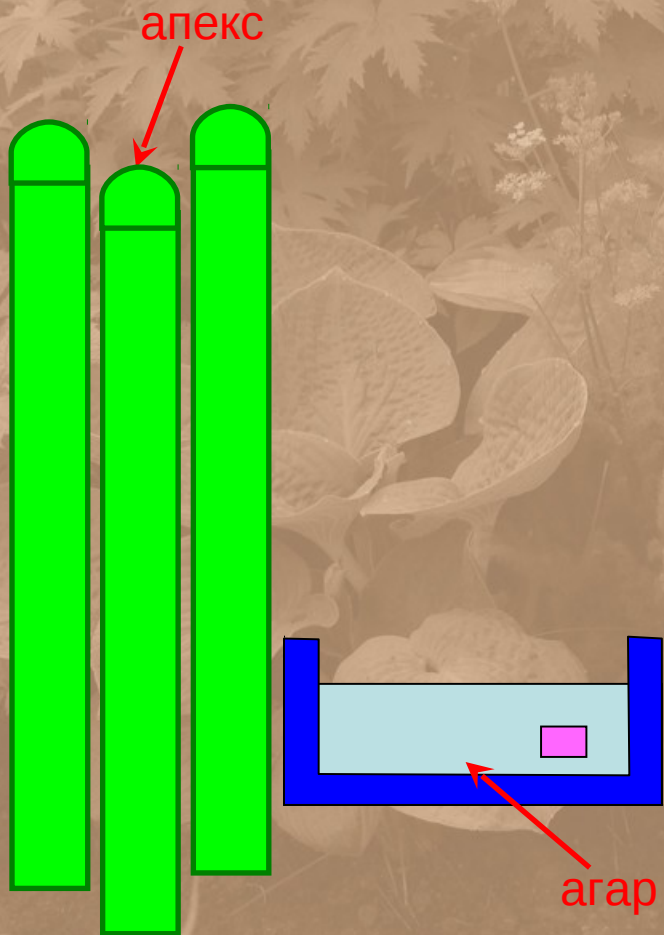


Опыт Вента и Холодного

Какова природа сигнала?

Гипотезы:

1. Химический сигнал (ауксин)
2. Электрический сигнал
3. Механический сигнал
4. Светооптический сигнал



Вывод:

Сигнал –
это вещество
(ауксин)

Триада органов

Стебель

Ауксины

Лист

Гиббереллины

Корень

Цитокинины



АУКСИНЫ

Карта основных эффектов

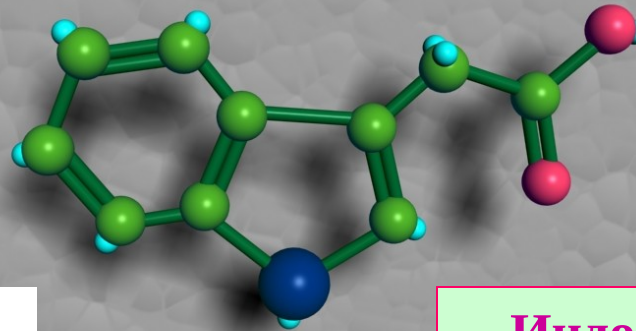


АУКСИНЫ

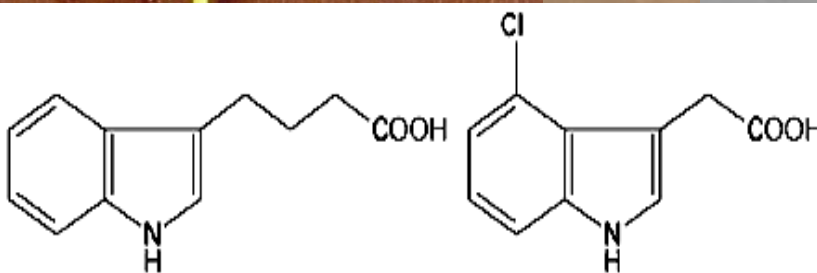
Многообразие ауксинов

Для табака было показано, что треть всей ИУК находится в хлоропластах, две трети – в цитозоле.
Триптофан – предшественник ИУК – образуется в хлоропластах

Индолилуксусная кислота



**Индолилуксусная
кислота ИУК
наиглавнейший
ауксин**



Indole-3-butyric acid

4-Chloroindole-3-acetic acid

Индолилмасляная кислота (ИМК) – у горчицы и пшеницы, хлоро-индолилуксусная (горох), фенилуксусная (ФУК) кислоты – природные соединения, обладающие ауксиновой активностью. Присутствуют не у всех

АУКСИНЫ



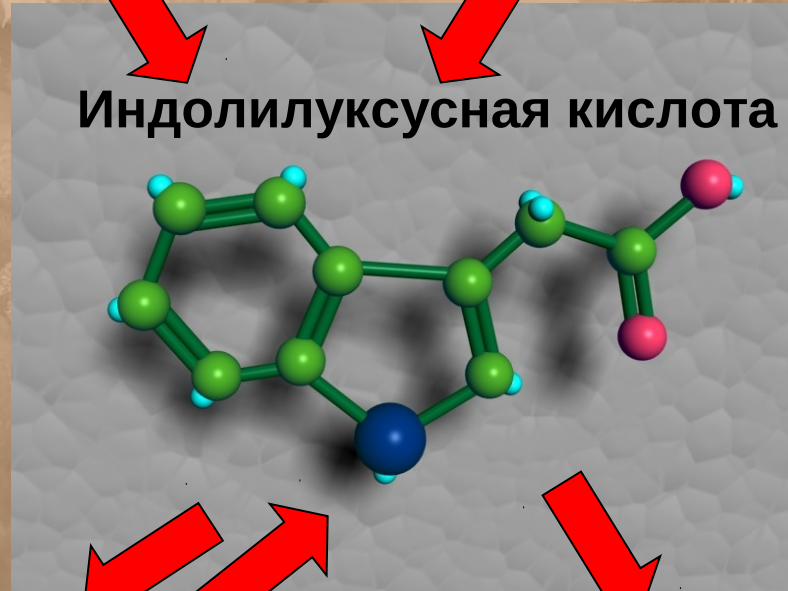
Биосинтез и деградация аукусинов

Триптофан

Нетриптофановый путь



Индолилуксусная кислота

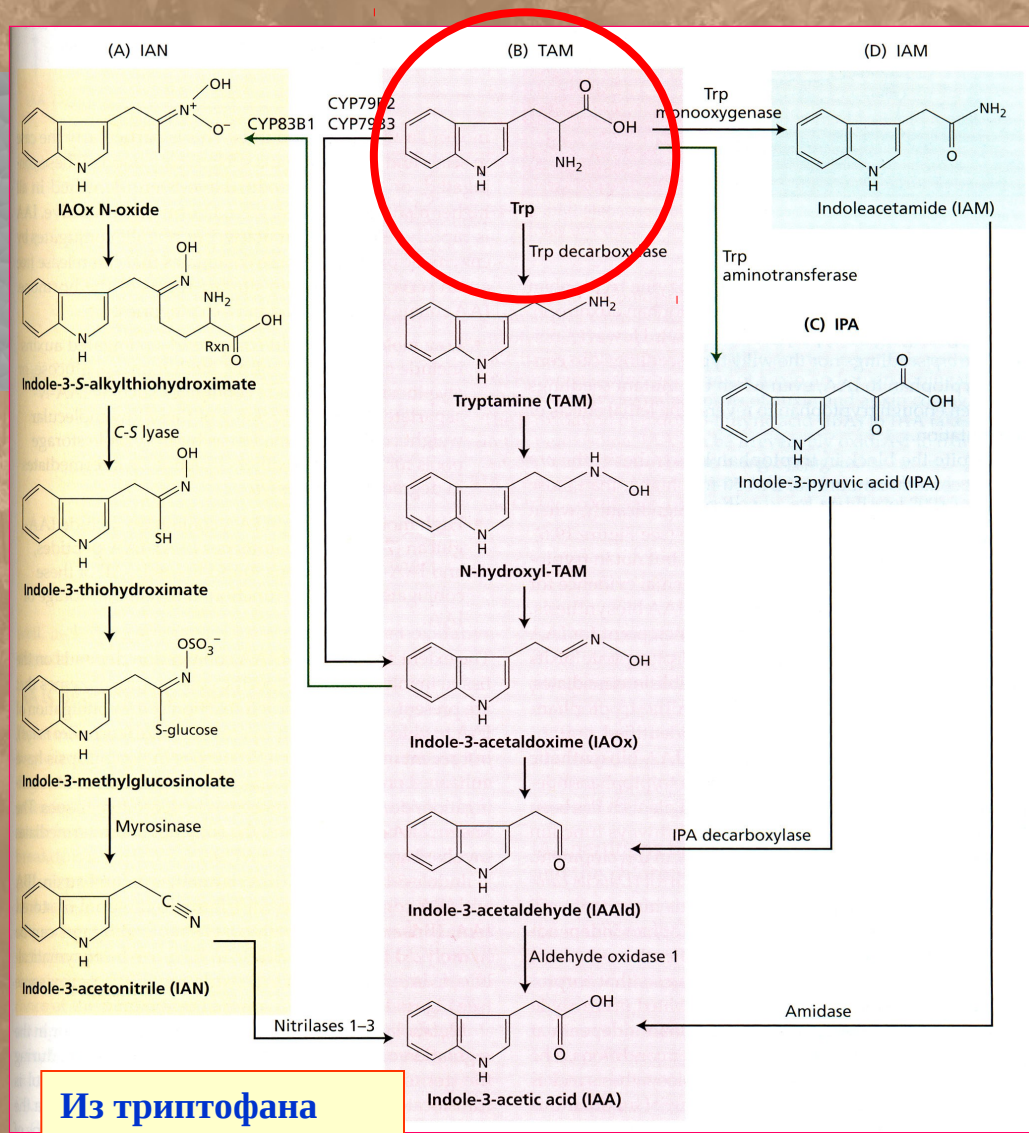
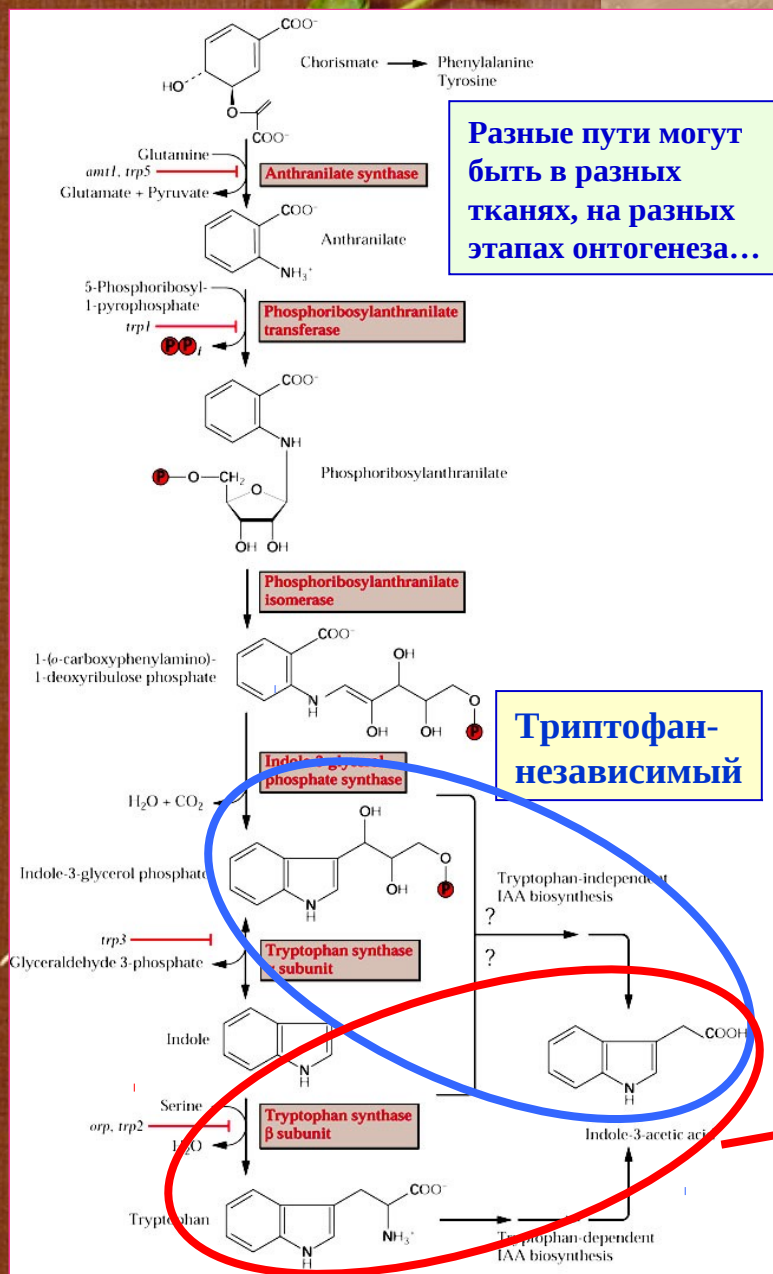


Депонирование:
ИУК-гликозиды
Комплексы с белками
И аминокислотами

Окисление:
ИУК-оксидаза
Пероксидаза

АУКСИНЫ

Синтез ауксинов – много вариантов...



ТАМ и IPA – основные пути образования ИУК у растений
IAN – у Brassicaceae, Poaceae, Muscaceae и ряда других...
IAM – у бактерий

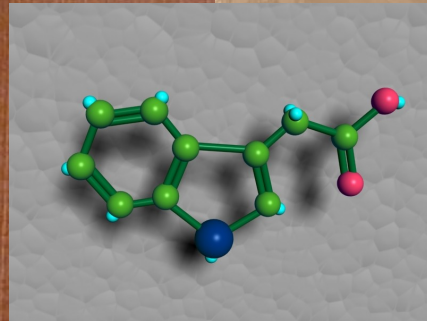
АУКСИНЫ

Обратимая инактивация ауксинов (образование конъюгатов)

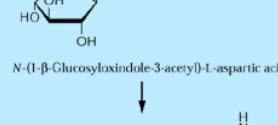
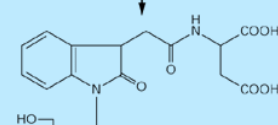
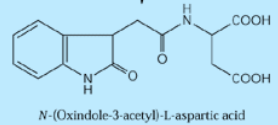
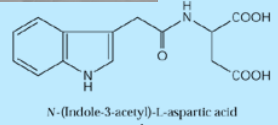
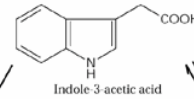
**Низкомолекулярные
конъюгаты – с глюкозой,
инозитом, кислотами, $-\text{CH}_3$**

**Высокомолекулярные
С глюконами
(7–50 глюкозных
остатков)
С пептидами
С гликопротеинами**

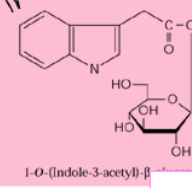
**Значительная часть
ауксинов образует
неактивные конъюгаты,
которые хранятся в
запасяющих органах и
семенах**



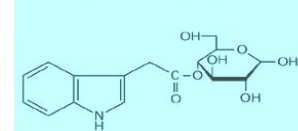
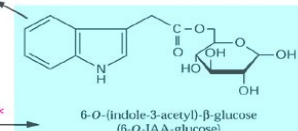
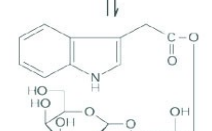
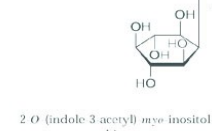
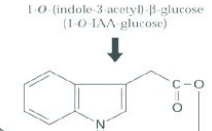
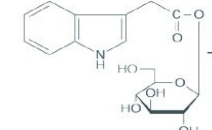
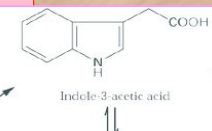
Lycopersicon esculentum



Irreversible deactivation pathway



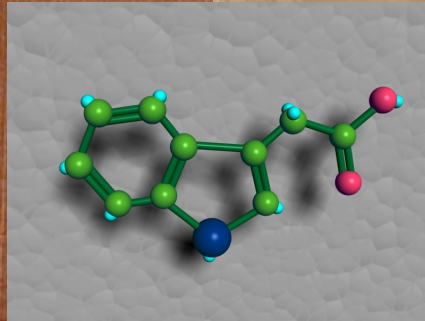
Reversible deactivation



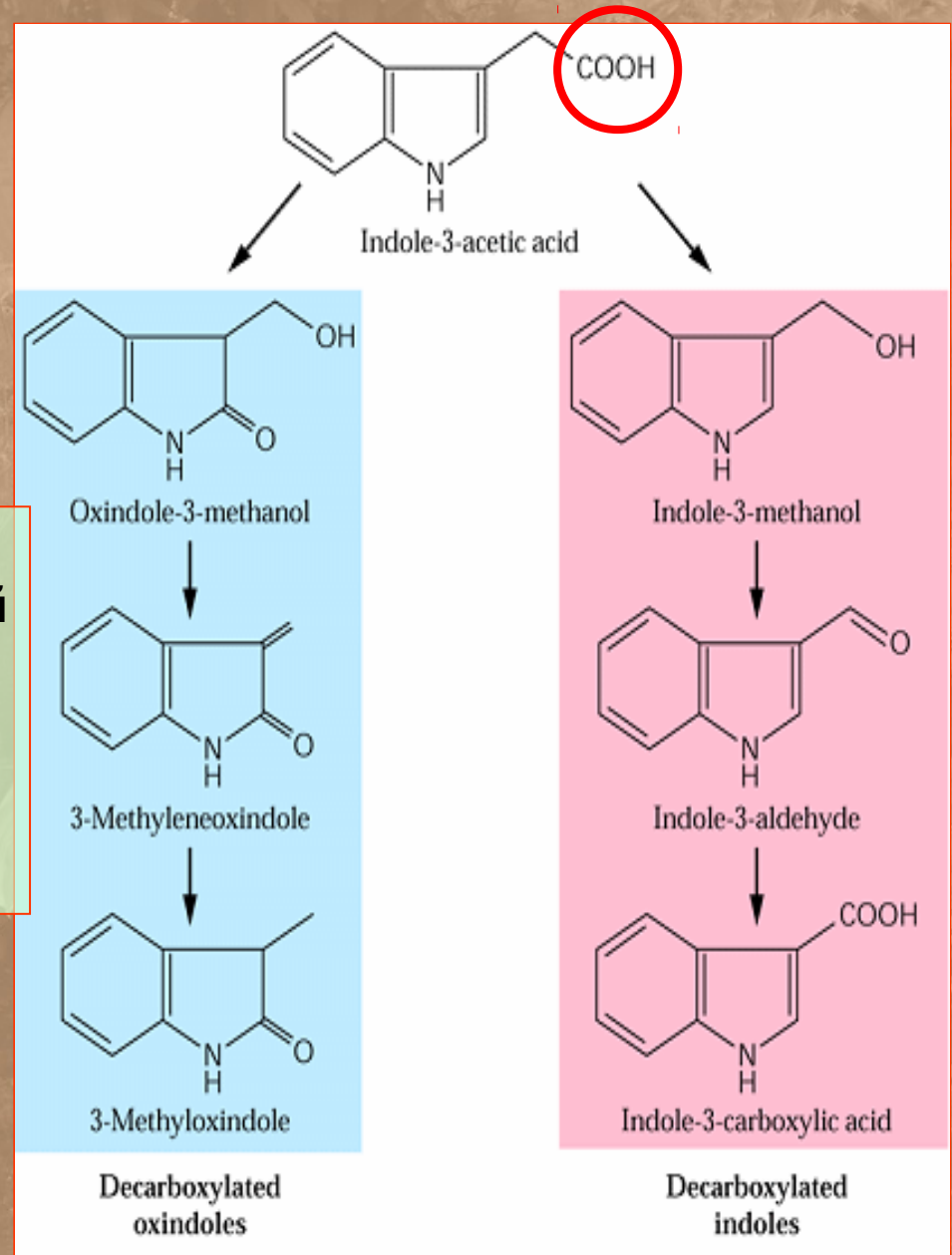
* Nonenzymatic

Ауксины

Катаболизм ауксинов



**Катаболизм –
декарбоксилирующий
за
счет работы
пероксидазы,
ИУК-оксидазы**



Рецепторы ауксинов – экстра- или внутриклеточные?

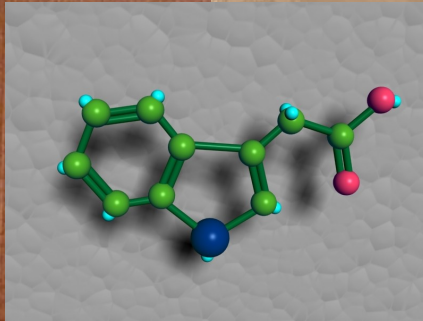
- 1. АВР1** Около 22 кDa. У кукурузы – 5 генов. На N-конце -сигнал для транспорта в ЭР (38 а-к), на С-конце – KDEL, на N- конце – сайт связывания с ИУК: **His-Arg-His-Ser-Cys-Glu**. Сайт гликозилирования (Asp³³-Thr-Thr), До 90% белка - в ЭР.
- 2. Транспортеры ИУК** Транспортеры ИУК в клетку (4 гена - AUX1 и др.) из клетки (8 генов – PIN1, PIN2 и др).
- 3. АВР 60 kDa ?** Гликозидаза цитокининовых конъюгатов. Взаимодействие фитогормонов?
- 4. АВР 24-25 kDa** Глутатион-5-трансфераза (GST).
GST контролирует уровень глутатиона, влияет на уровень жасмонатов, перекиси водорода.

Множественность рецепторов

ИУК – особый гормон: специфичный полярный транспорт (от клетки к клетке), эндогенный ритм образования и транспорта.

АУКСИНЫ

Существует как минимум два рецептора ауксинов. Один из них активирует убиквитинирование

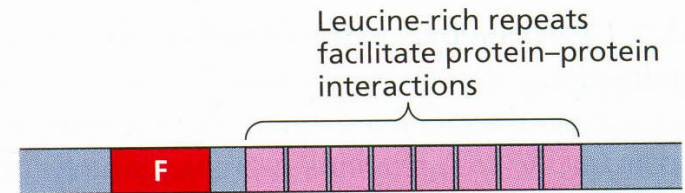


Рецептор ауксина TIR1 (transport inhibitor response 1) имеет F-box мотив (около 50 аминокислот для белок-белковых взаимодействий) и LRR участок.

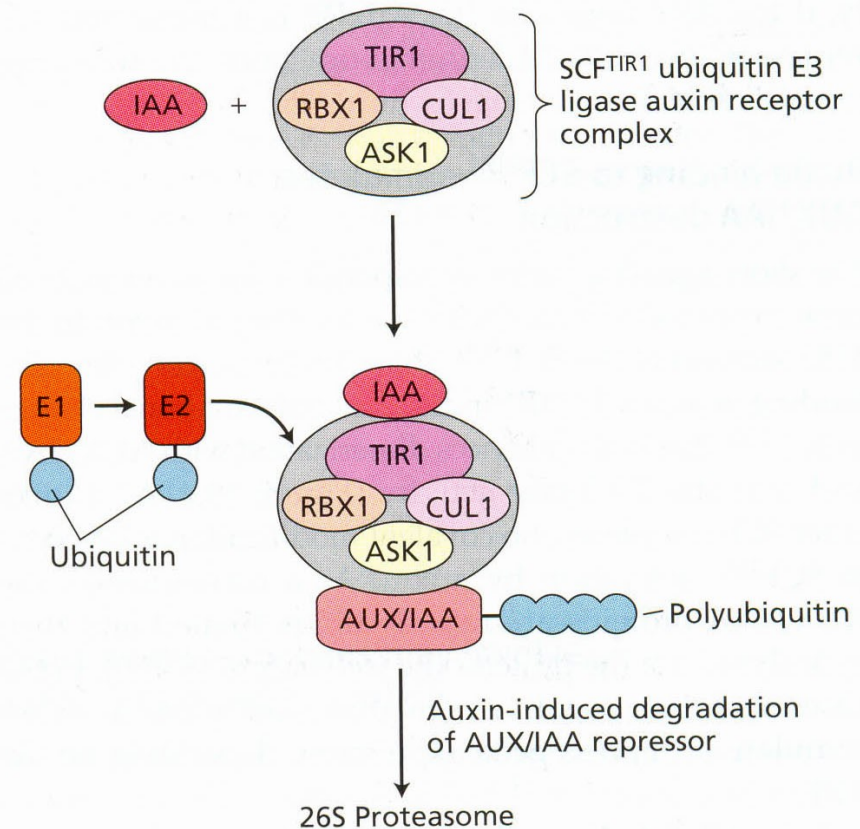
Он является компонентом специфического E3-убиквитин-лигазного комплекса SCF^{TIR1}.

Когда ауксин связывается с SCF^{TIR1} то он активирует его, в результате происходит убиквитинирование и протеолитическая деградация AUX/IAA репрессорных белков.

(A) The auxin TIR1 receptor protein



(B) The SCF^{TIR1} auxin receptor complex



Система трансдукции ауксинового сигнала: **AUX/IAA - ARF.**

Aux/IAA – семейство (более 25) короткоживущих ядерных ауксин-индуцируемых белков.

ARFs - Auxin-respons factor (ауксиновые факторы транскрипции). Более 20 белков.

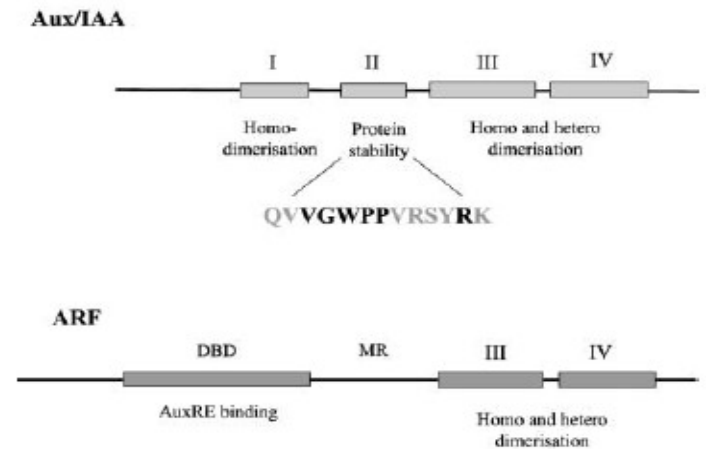
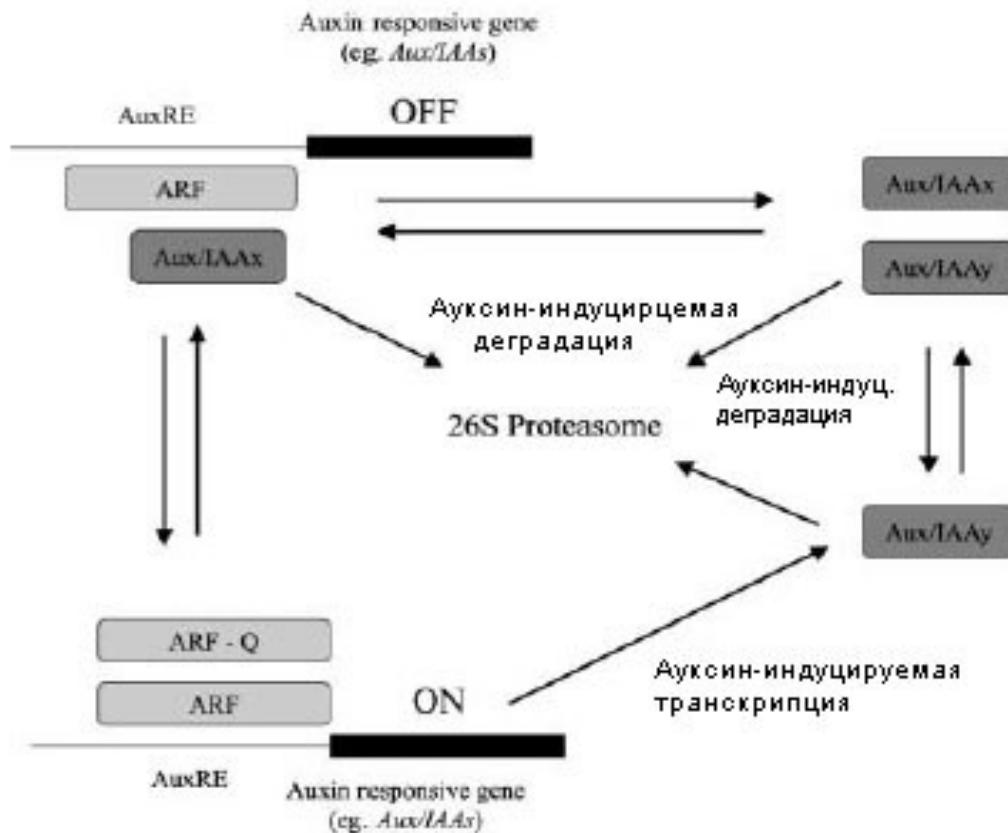


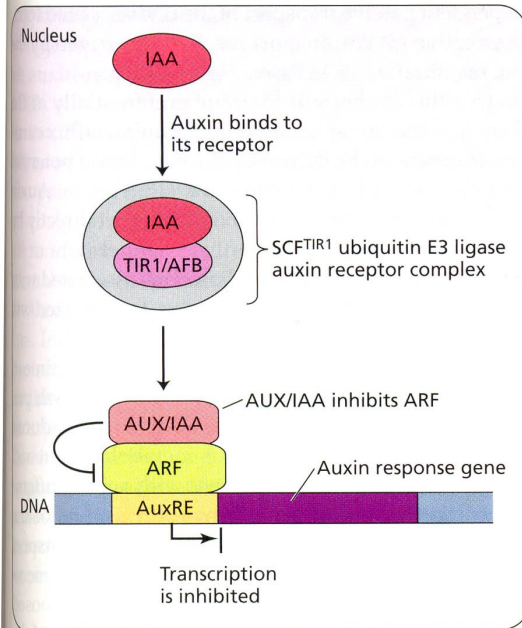
Figure 2. Protein Structures of Aux/IAAs and ARFs.

Aux/IAA – белки образуют разнообразныe димеры как между собой, так и с ARF. Разные димеры регулируют транскрипцию генов с AuxRE (Auxin-respons element - TGTCNC). Димеры ARF – активируют, Aux/IAA+ARF – тормозят.

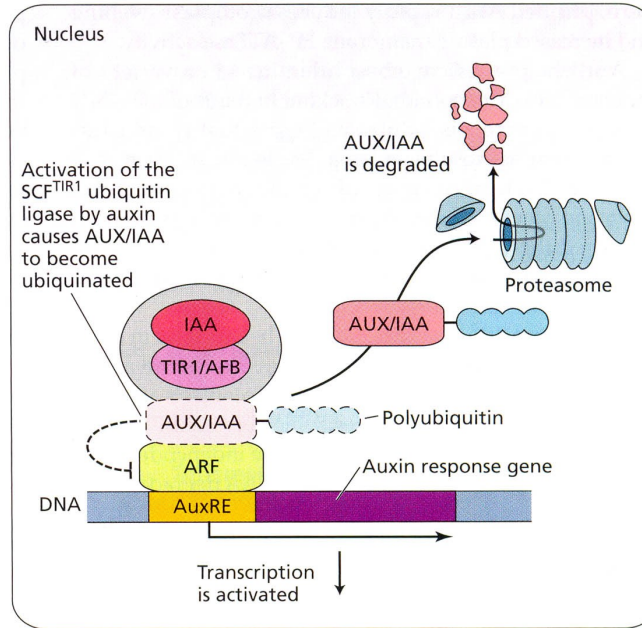
Ауксин одновременно активирует транскрипцию Aux/IAA и их распад путем убиквитирования и деградации в 26S протеосоме.

Работа внутриклеточного рецептора ауксина.

(A) Repression



(B) Activation



(C) Potentiation

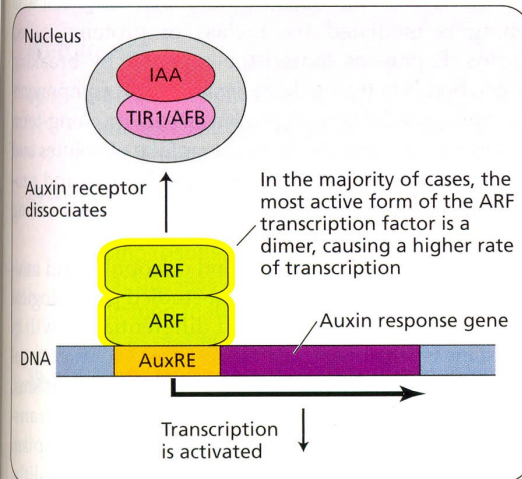


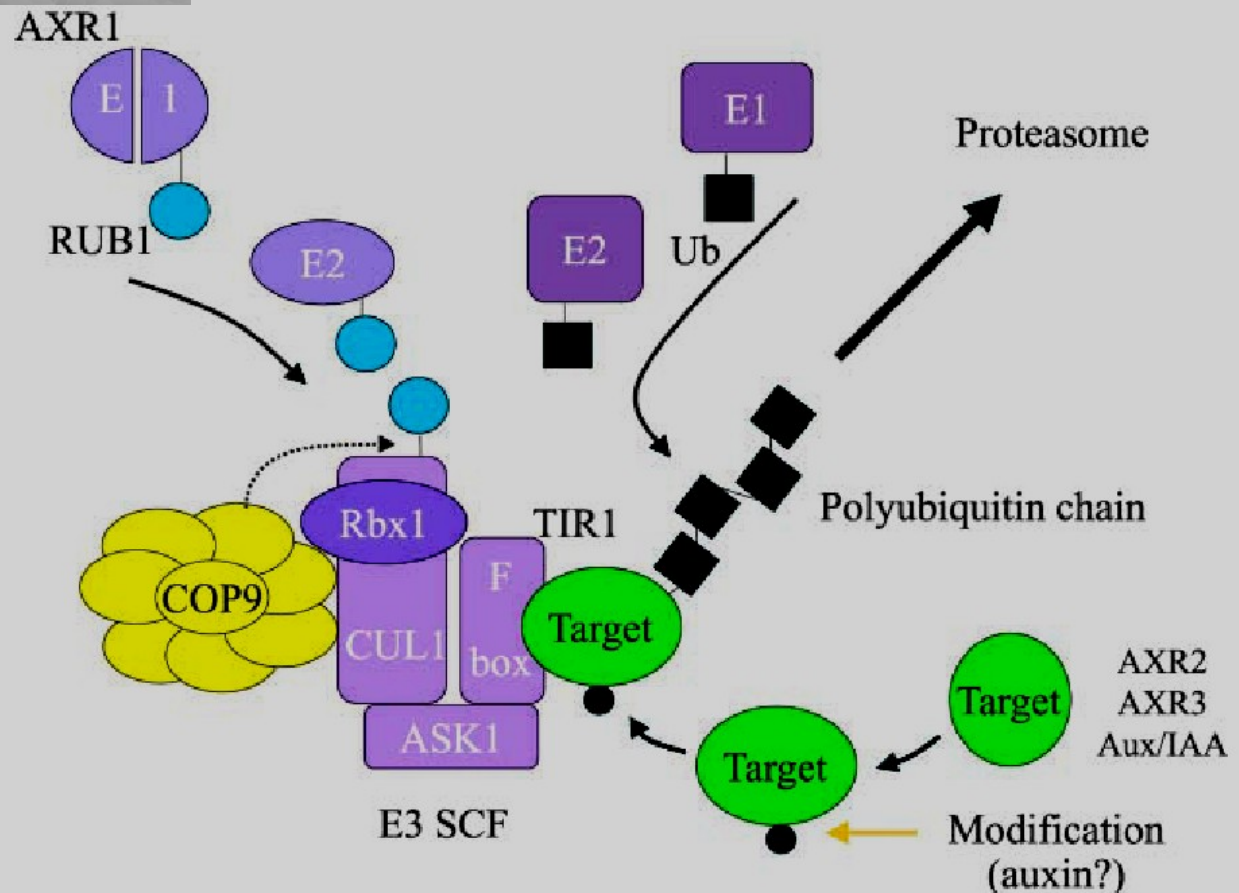
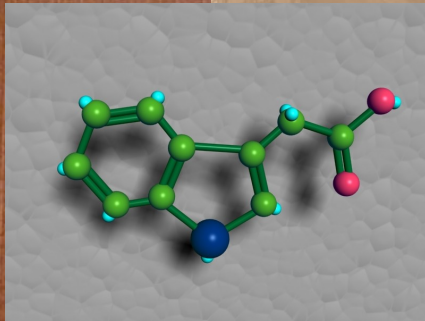
FIGURE 19.41 A model for auxin binding to TIR1/ABF auxin receptors and subsequent transcriptional activation of auxin response genes. (A) In the absence of auxin, AUX/IAA repressors inhibit the transcription of auxin-induced genes by binding to ARF transcriptional activators, locking them into an inactive state. Auxin binding to SCF^{TIR1}/ABF complexes promotes their association with AUX/IAA proteins. (B) Auxin-activated SCF^{TIR1}/ABF complexes attach ubiquitin molecules to AUX/IAA proteins, which promotes their destruction by the 26S proteasome. The removal and degradation of AUX/IAA proteins “unlocks” the ARF transcriptional activators. The ARF transcriptional activators bound to auxin response elements (AuxRE) stimulate the transcription of auxin-induced genes. (C) In most auxin-induced genes, two ARF proteins dimerize on the AuxRE, causing a further stimulation (“potentiation”) of gene transcription.

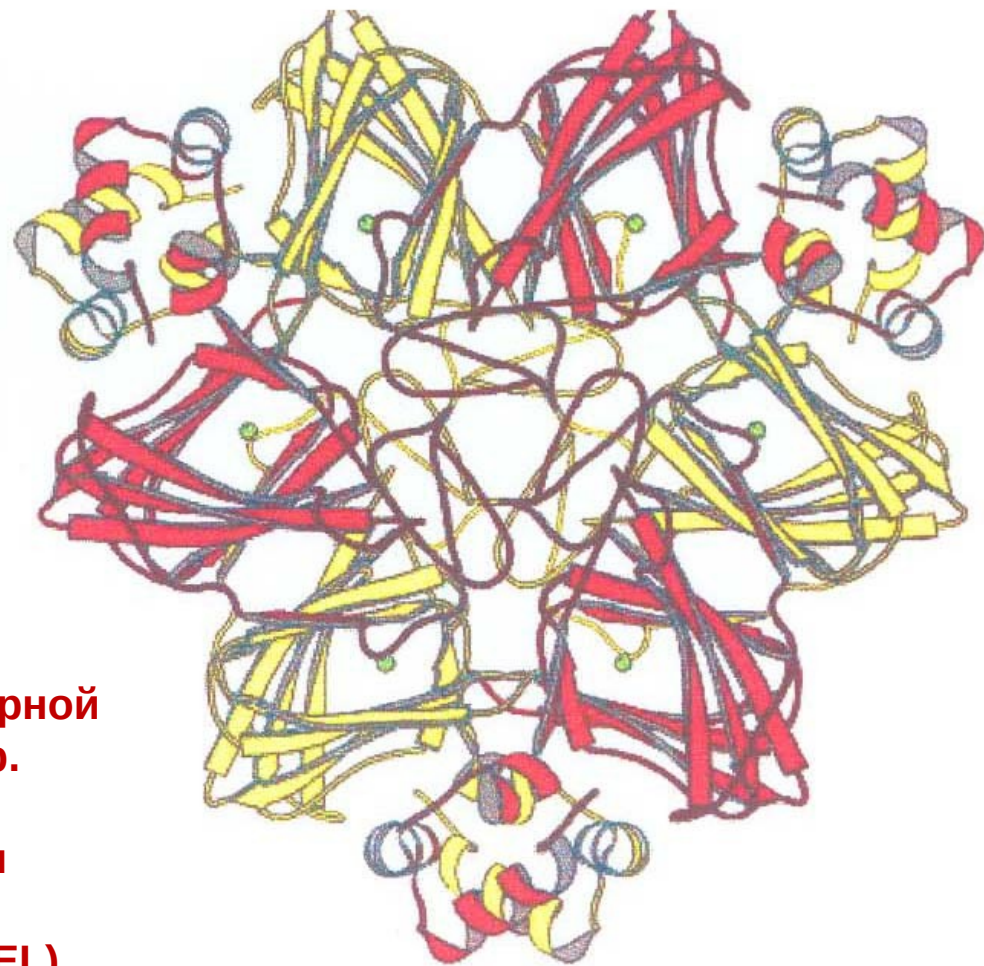
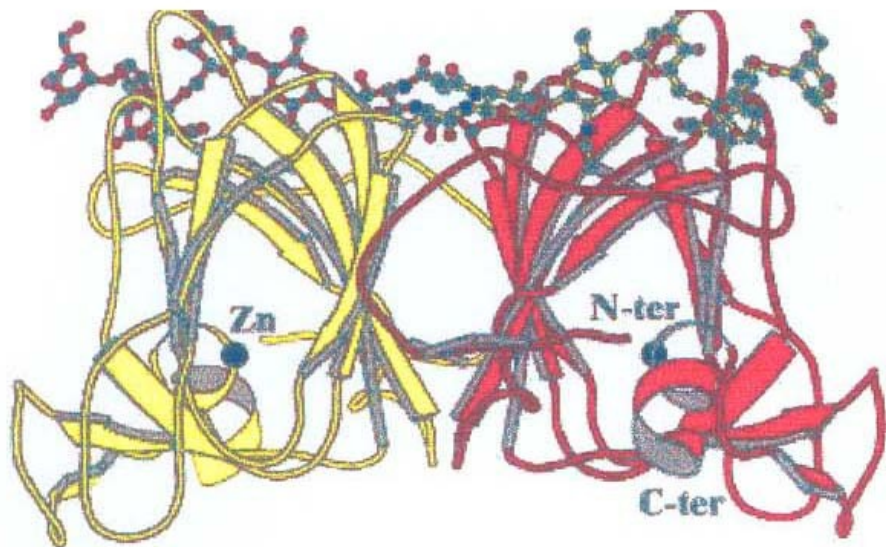
А. При низких концентрациях ауксина, транскрипция ауксин-регулируемых генов, активирующихся ARF-белками блокирована репрессорами транскрипции Aux/IAA .

В. При высоких концентрациях ауксин связывается с белком TIR1, или с другими AFB белками, которые входят в SCF^{TIR1} комплекс (RBX1-Cullin-ASK1-TIR1) убиквитирования. Связывание ауксина стимулирует взаимодействие Aux/IAAs с SCF^{TIR1} что ведет к убиквитированию Aux/IAAs белков, и их разрушению в 26S протеасоме. Это снимает ингибирование ARFs и запускает транскрипцию

АУКСИНЫ

Рецепция ауксинового сигнала: ядерный рецептор





Гидрофильный гликопротеид с молекулярной массой 22 кДа, формирующий гомодимер. АВР-1 (Auxin-Binding Protein 1). На С-конце АВР-1 имеется специфическая последовательность, состоящая из 4-х аминокислот: лиз–асп–глу–лей (KDEL), характерная для белков эндоплазматического ретикулума.

У кукурузы выявлено пять АВР-1 генов, у арабидопсиса – только один.

Принципиальная схема работы двух рецепторов ауксинов

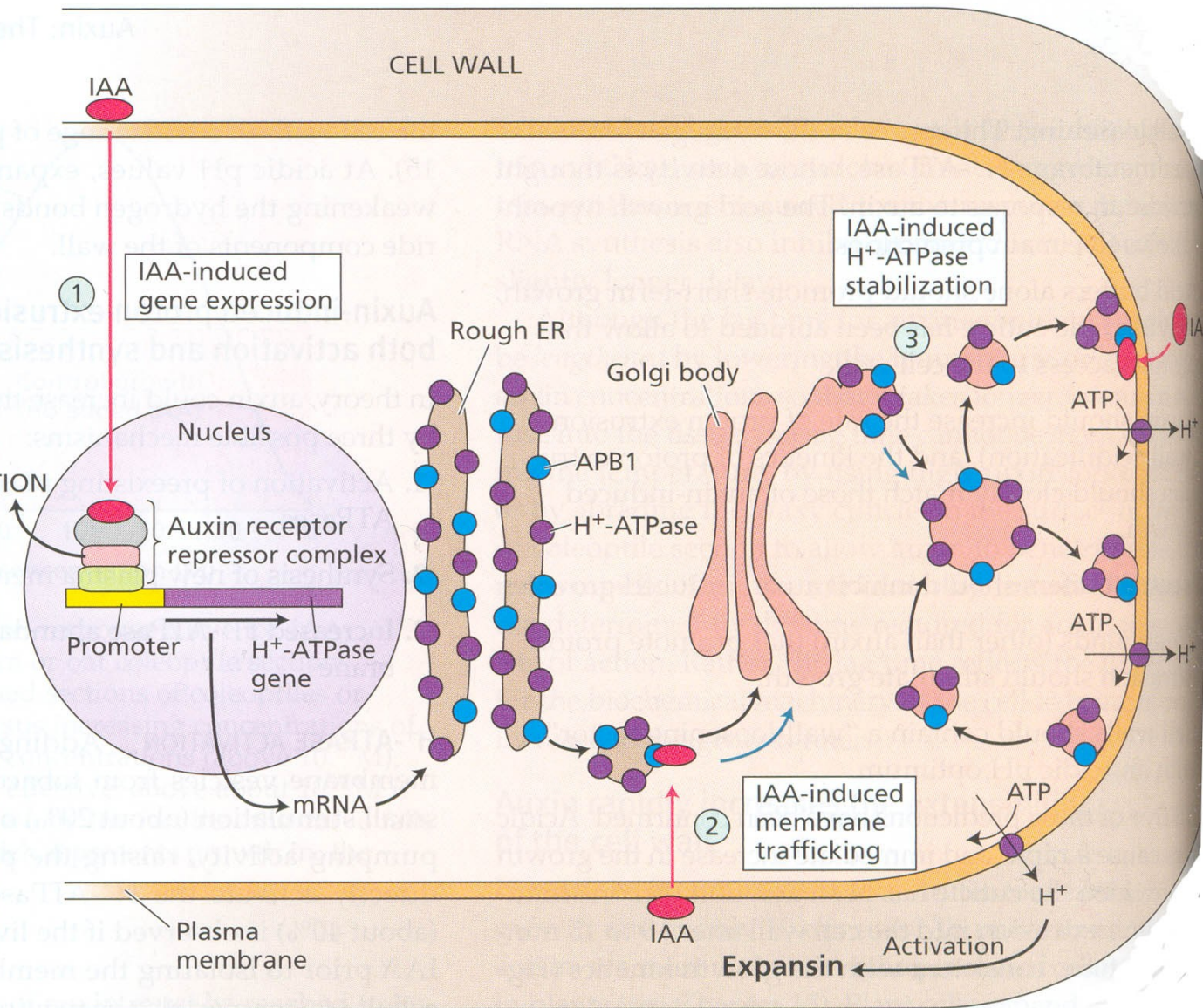
– «быстрого» (ABP1) и «глобального» (TIR1)

1. Gene activation:

Auxin binds to a receptor complex with a transcriptional repressor of H^+ -ATPase gene transcription, triggering the proteolytic degradation of the repressor (see Auxin Signal Transduction section). Increased transcription, translation, and secretion increases H^+ -ATPase abundance on the plasma membrane.

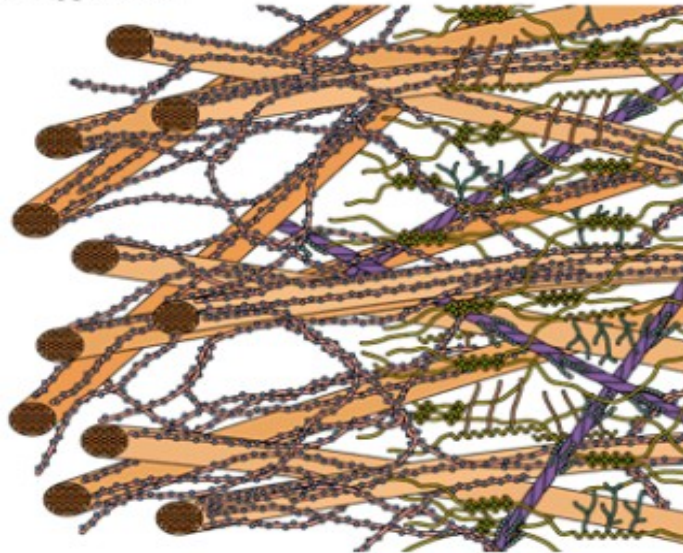
2. Protein trafficking: An auxin-binding protein, ABP1, may increase trafficking of H^+ -ATPase to the plasma membrane.

3. H^+ -ATPase stabilization: Treatment with auxin results in retention of the plasma membrane H^+ -ATPase and may be regulated by IAA binding to ABP1.

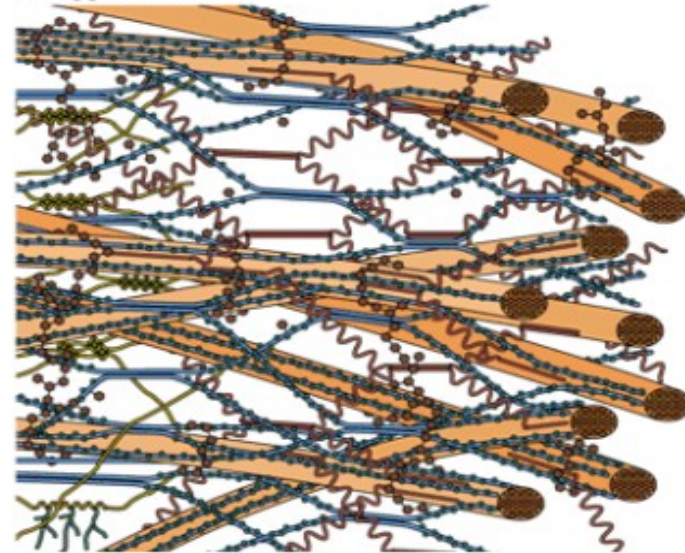


Трехмерная модель двух типов клеточной стенки: тип I (двудольные) и тип II (коммелиноиды)

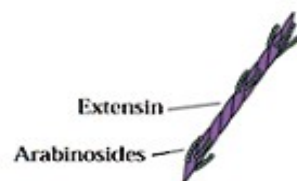
(A) Type I wall



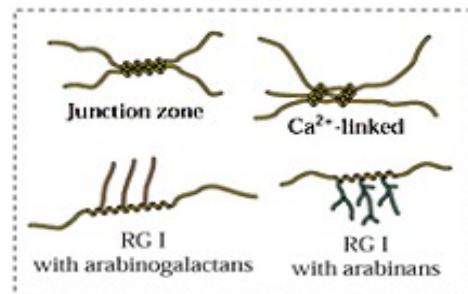
(B) Type II wall



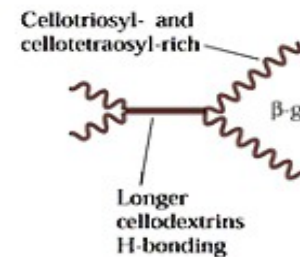
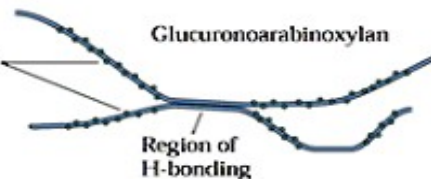
Key:



Pectins



Arabinose-rich runs that open pores



ИУК

РЕЦЕПТОРЫ - АBR -1, TIR-1

УВЕЛИЧЕНИЕ $[Ca^{2+}]$ В ЦИТОЗОЛЕ

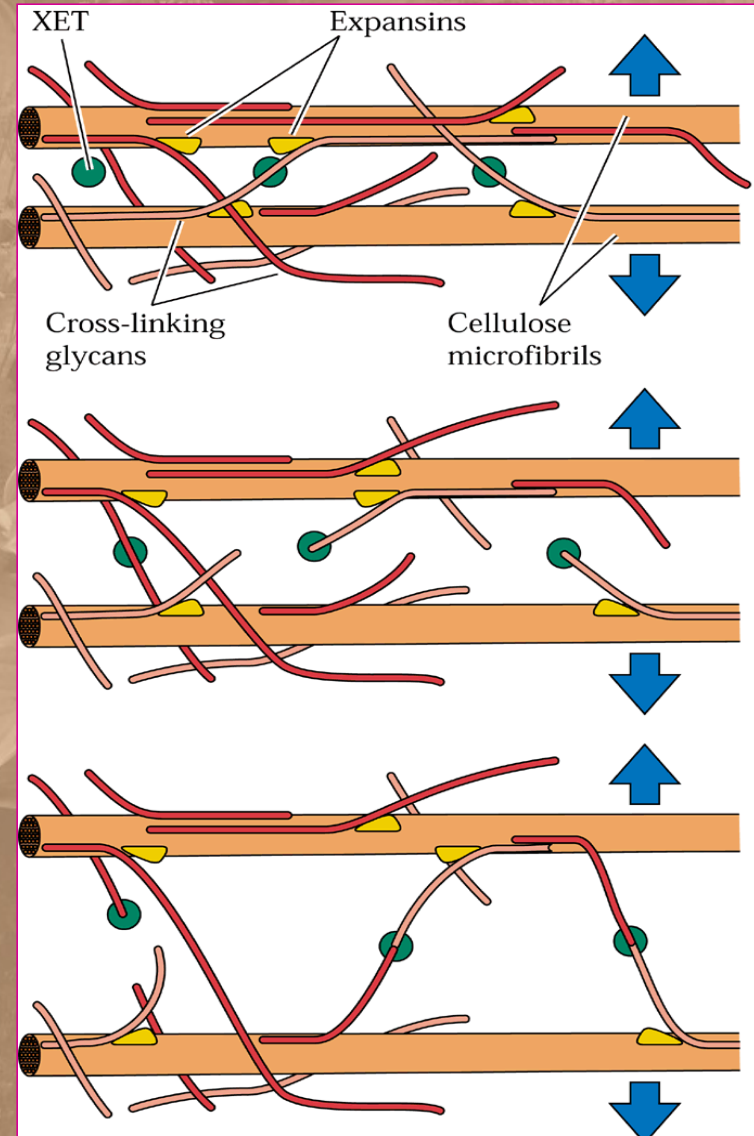
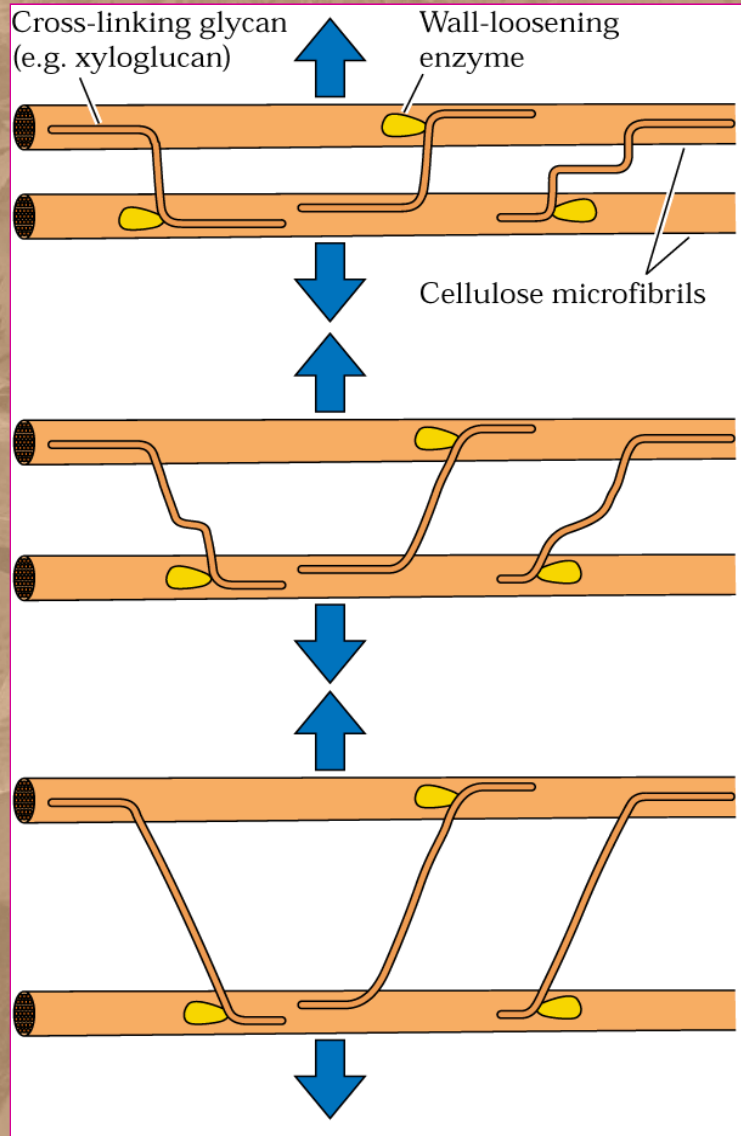
АКТИВАЦИЯ $[Ca^{2+}]$ -зависимой ПРОТЕИНКИНАЗЫ

**ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ H^+ АТФ азы НА
ПЛАЗМАЛЕММЕ ПО ОСТАТКУ СЕРИНА**

**СВЯЗЫВАНИЕ РЕГУЛЯТОРНОГО БЕЛКА 14-3-3 И
АКТИВАЦИЯ H^+ АТФ азы**

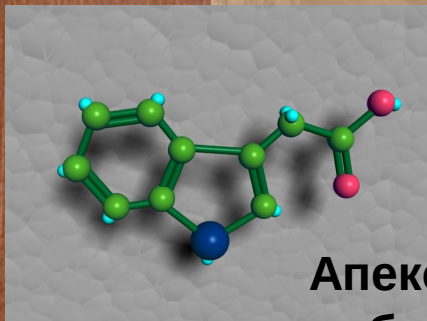
**ПОДКИСЛЕНИЕ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ -
РОСТ РАСТЯЖЕНИЕМ**

Возможное участие ХЕТ (ксилоглюкан-эндотрансгликозилазы) и экспансина в росте клеток растяжением



АУКСИНЫ

ФОТОТРОПИЗМ



Апекс
побега

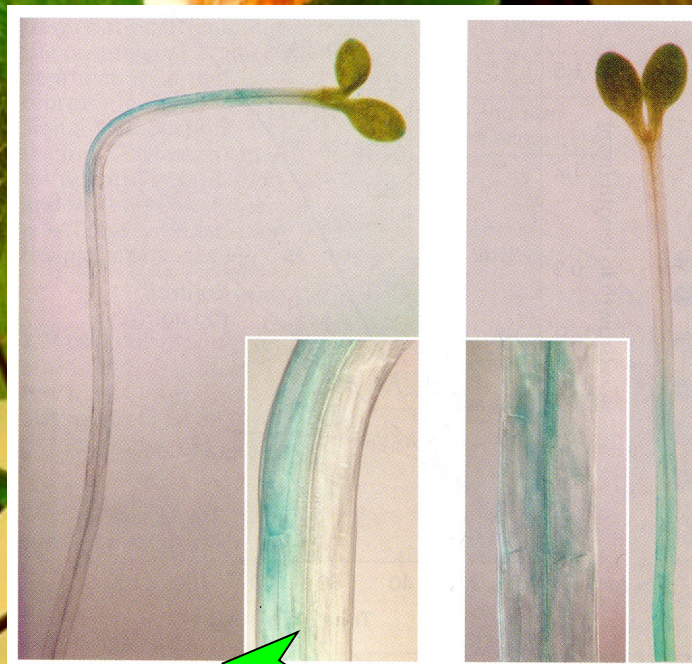
Зона
изгиба

Изгиб
невозможен

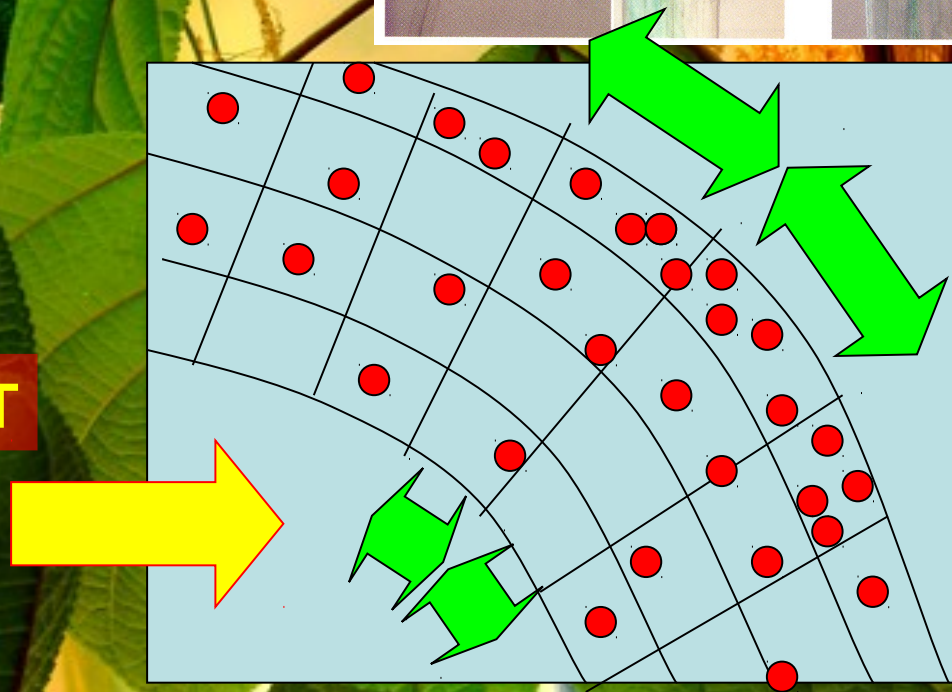


АУКСИНЫ

ФОТОТРОПИЗМ

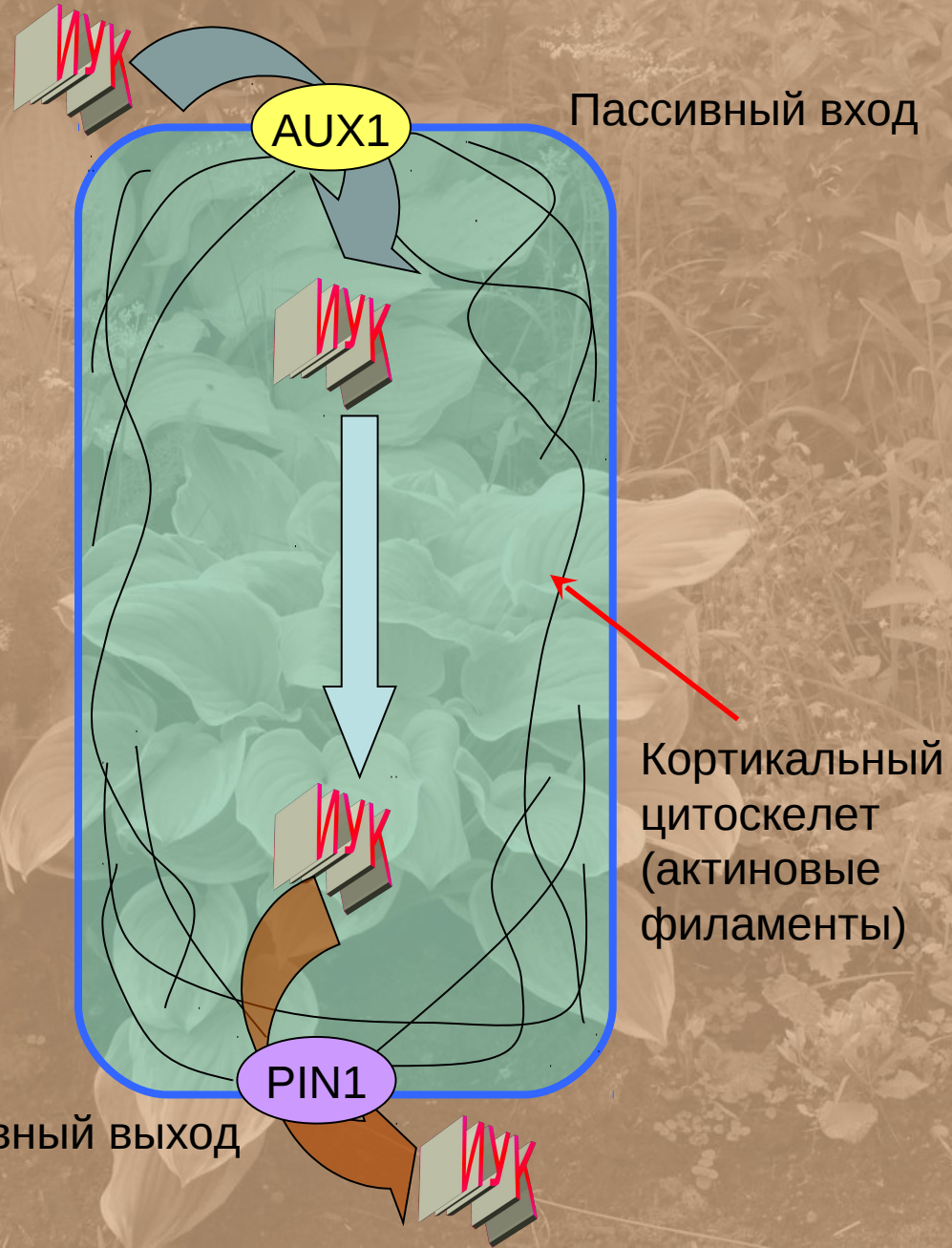
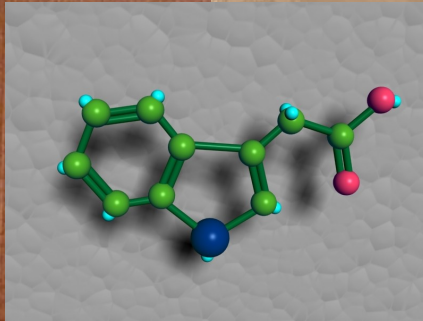


СВЕТ



АУКСИНЫ

Транспорт ауксинов

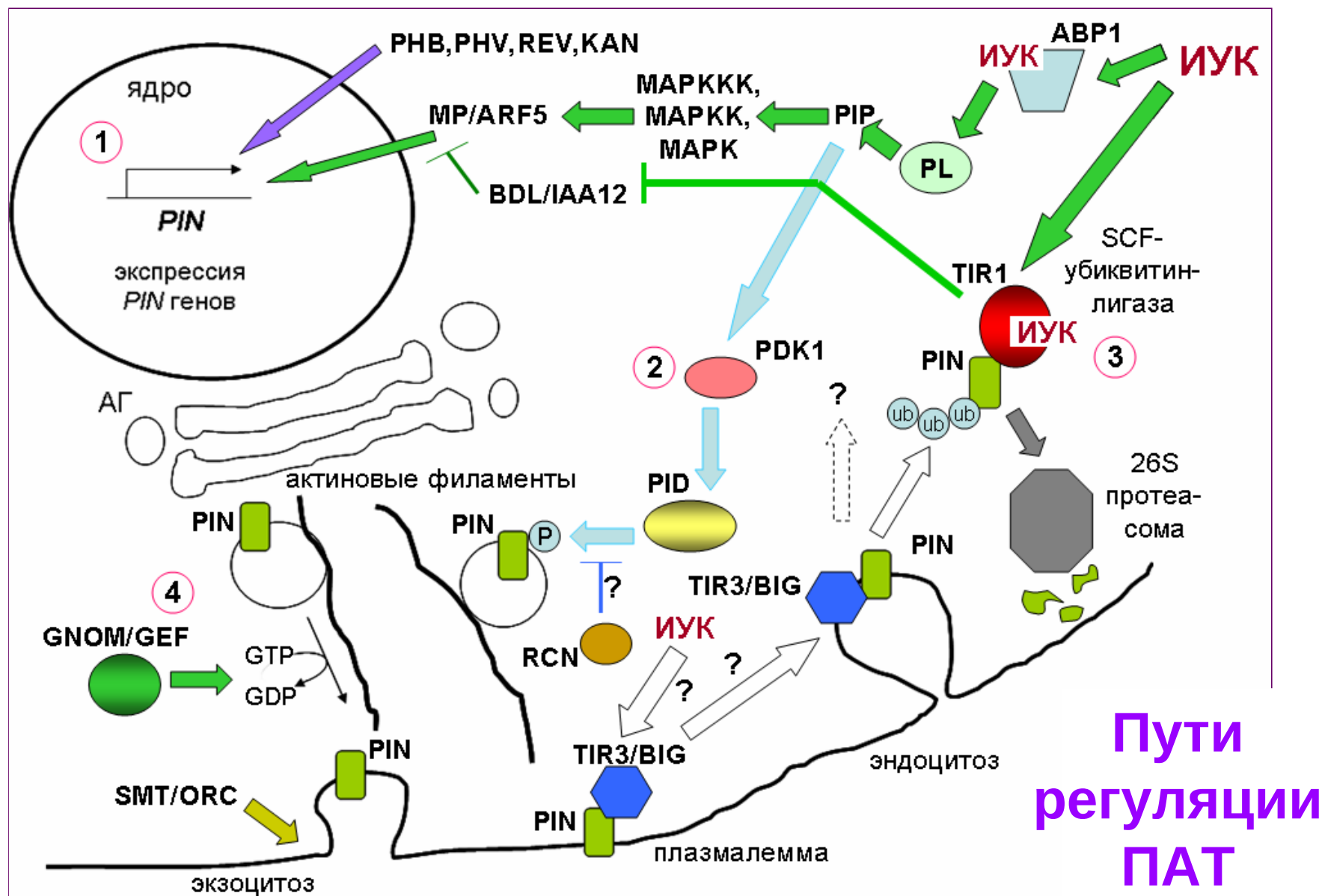


1. экспрессия генов *PIN*

2. пост-трансляционные модификации *PIN* белков

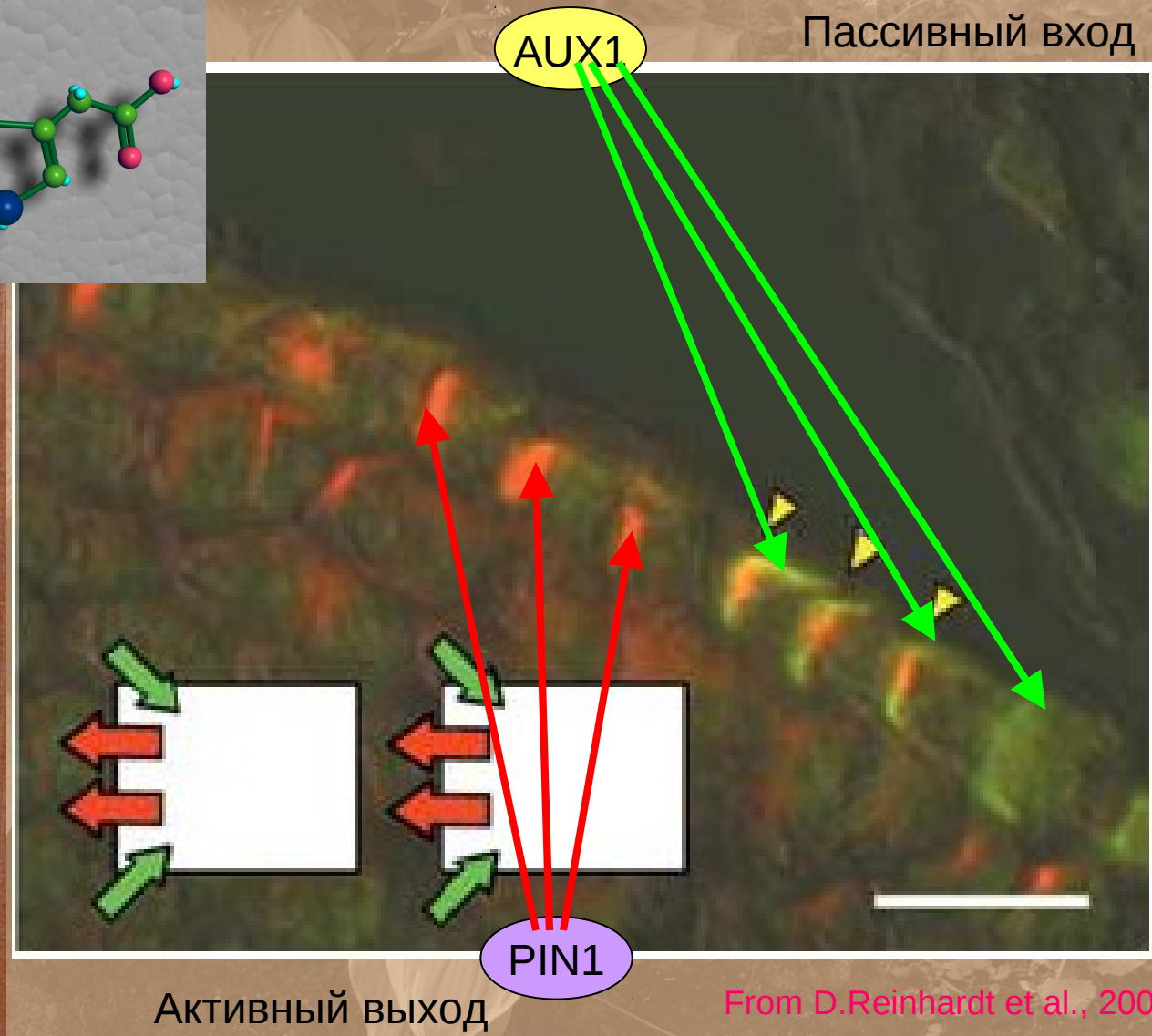
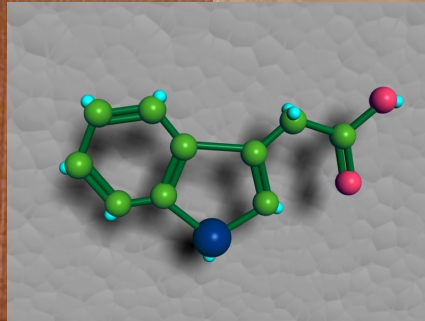
3. убиквитин-зависимый протеолиз *PIN* белков

3. экзоцитоз и эндоцитоз *PIN* белков



АУКСИНЫ

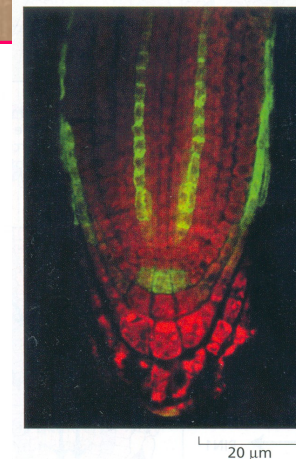
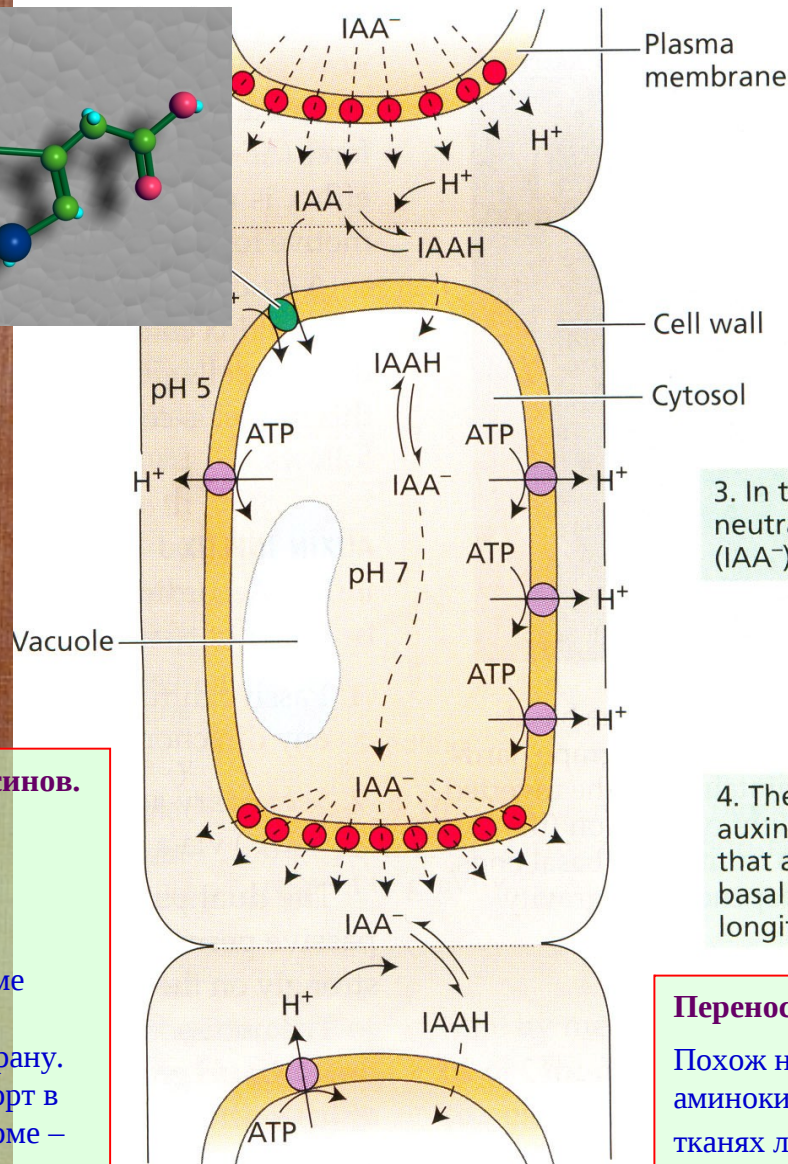
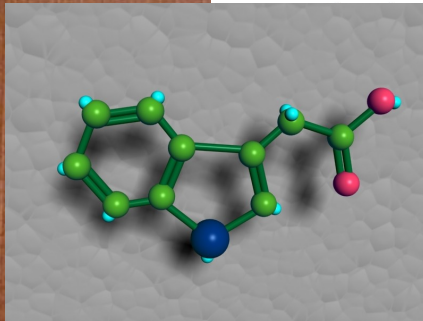
Транспорт ауксинов



From D.Reinhardt et al., 2003

АУКСИНЫ

Транспорт ауксинов



**AUX1 в
корне:
кolumелла,
корневой
чехлик и
стела..**

3. In the cytosol, which has a neutral pH, the anionic form (IAA^-) predominates.

4. The anions exit the cell via auxin anion efflux carriers that are concentrated at the basal ends of each cell in the longitudinal pathway.

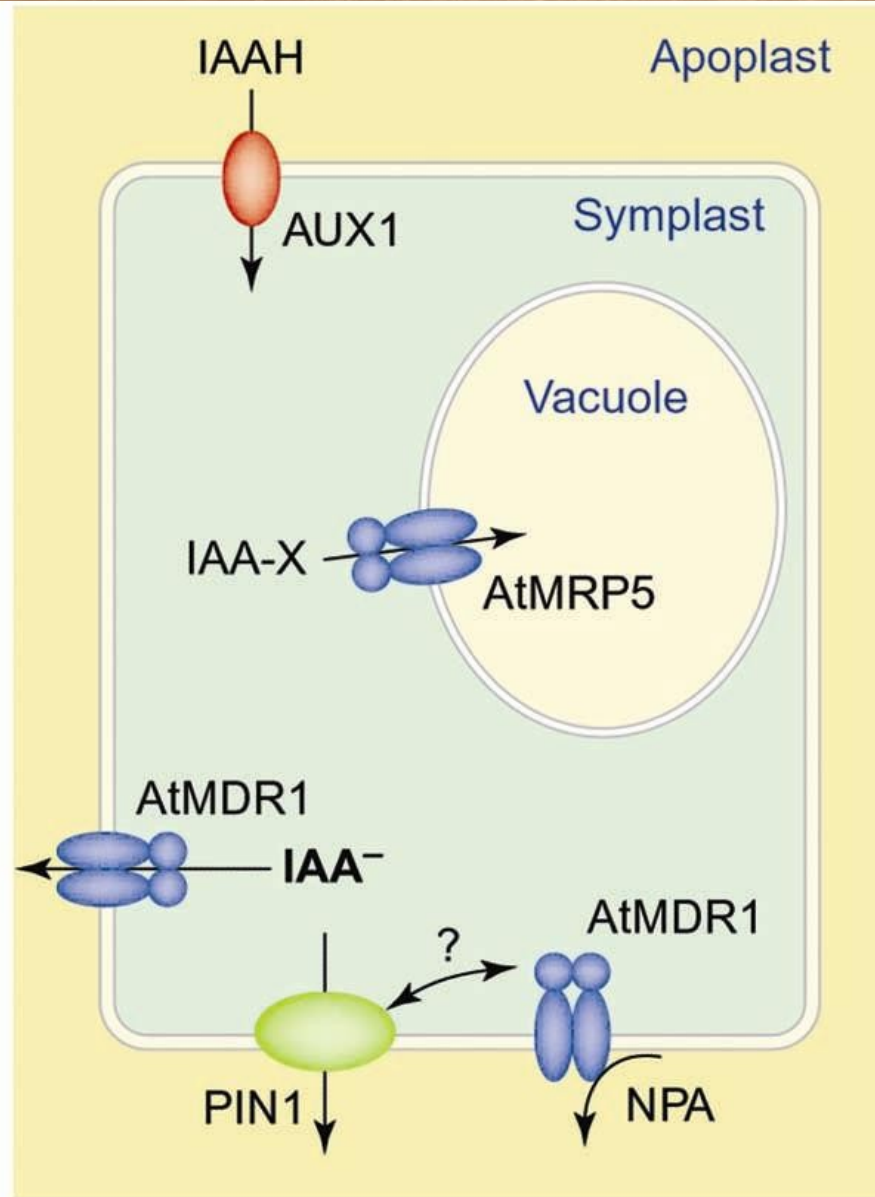
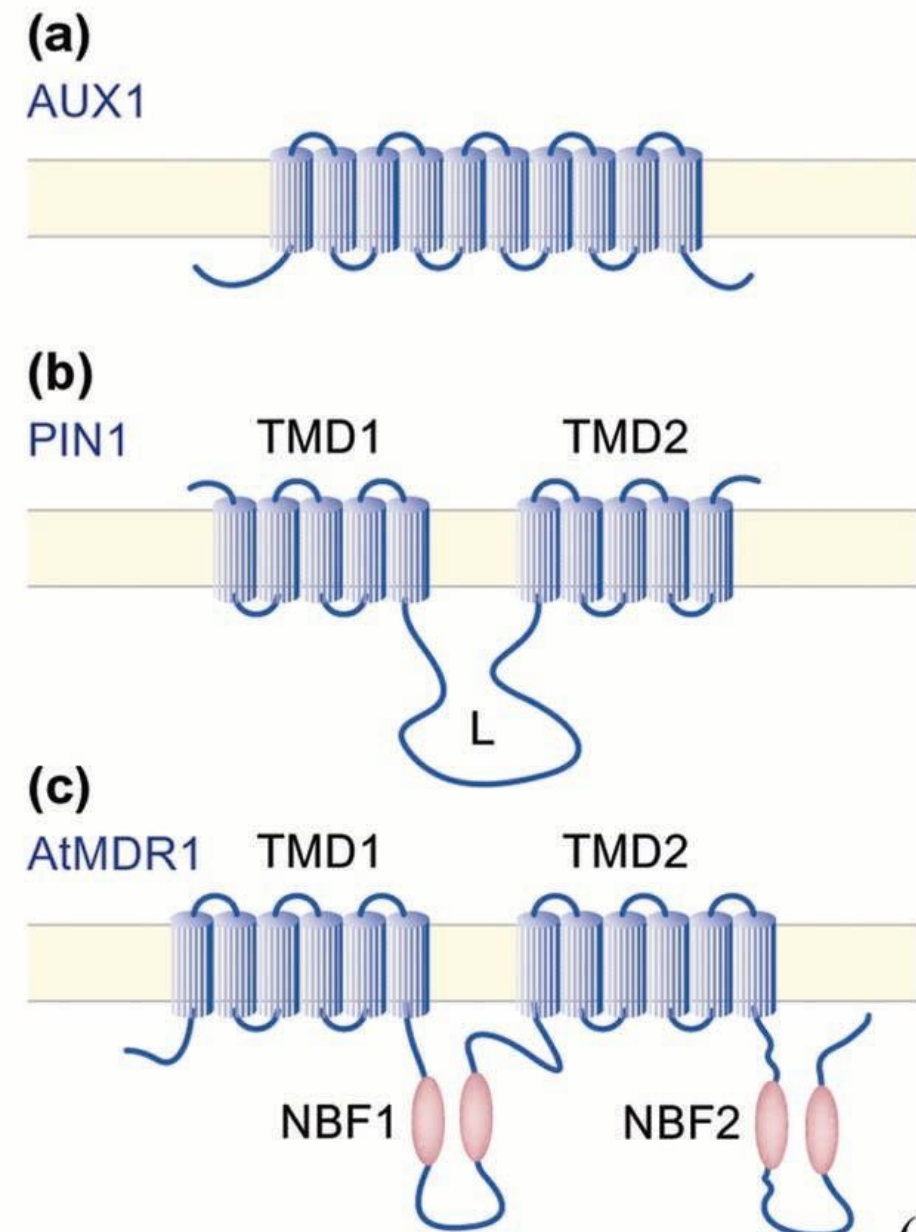
Переносчик ауксина в клетку – AUX1.

Похож на бактериальный переносчик аминокислот. Обнаружен в проводящих тканях листа и корневом апексе.

Полярный транспорт ауксинов.

Вход ауксинов клетку – комбинация двух механизмов

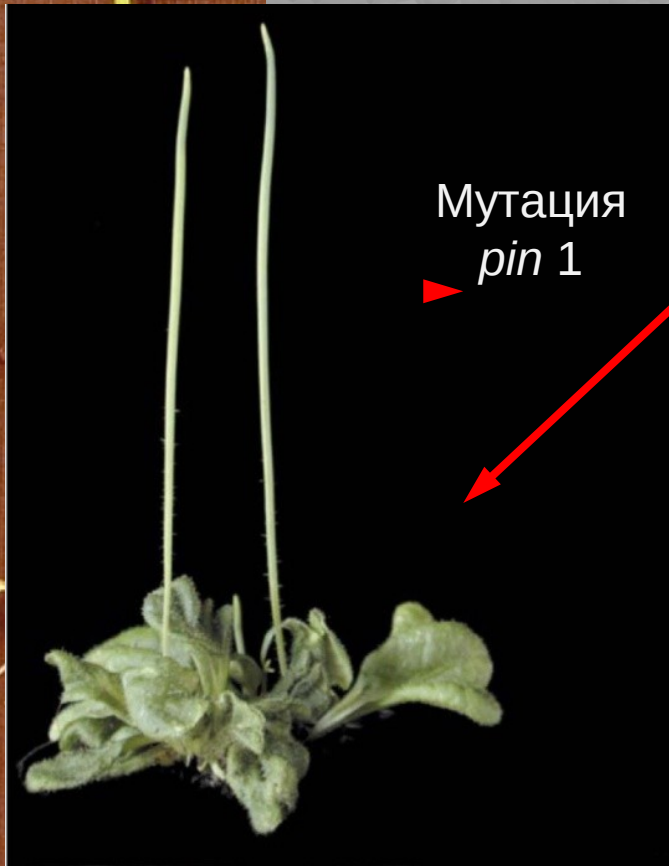
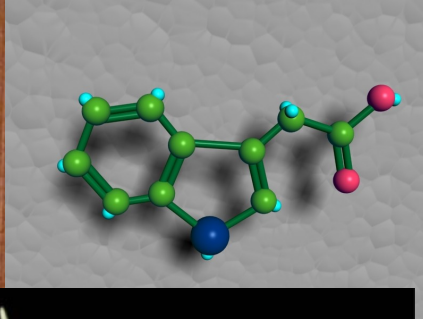
Пассивная диффузия в протонированной форме (IAAH) через любую фосфолипидную мембрану.
Вторично активный транспорт в диссоциированной форме – $\text{IAA}^- - 2\text{H}^+$ -симпортер.



(Luschnig, 2002)

АУКСИНЫ

Транспорт ауксинов



Мутация
pin 1

(a)

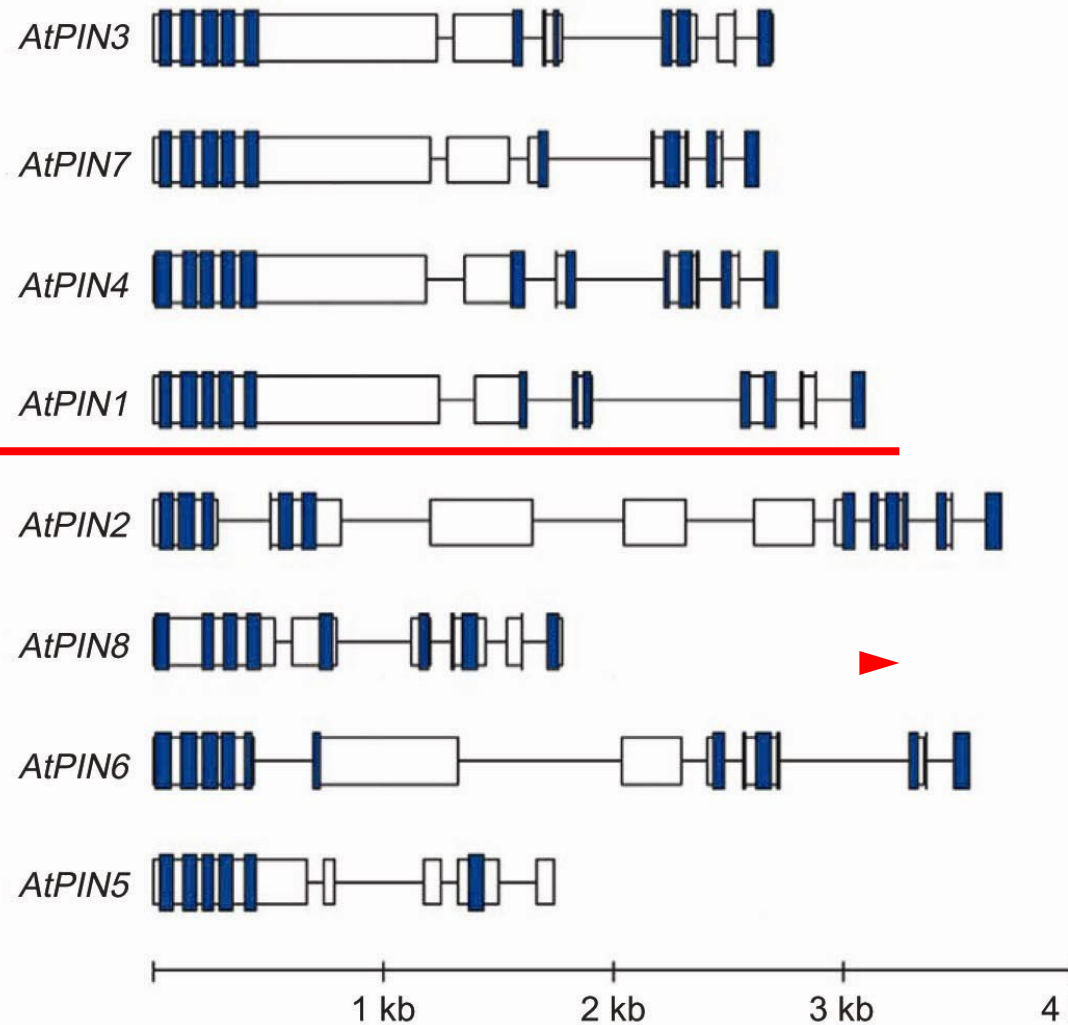
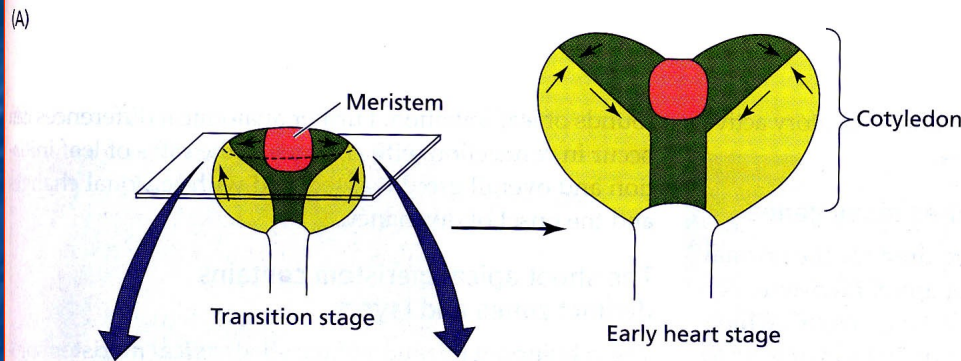


Рис. 9.18. Мутант по транспорту ауксина *pin1*.

Ауксин играет ключевую роль и в формирование побеговой апикальной меристемы

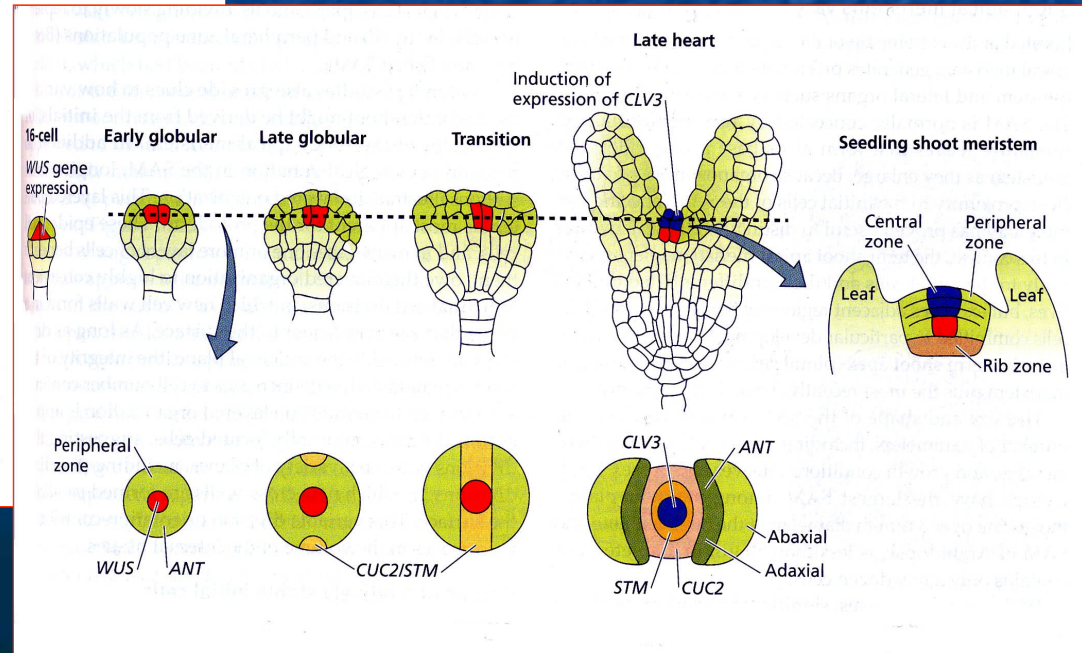
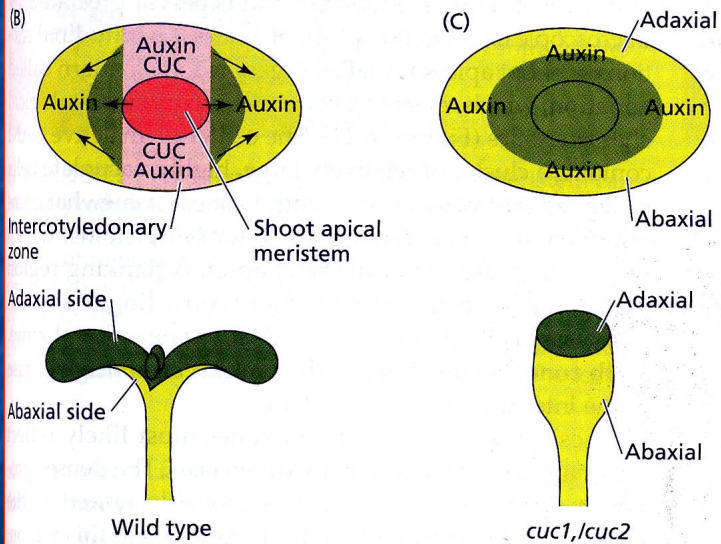


CUP-SHAPED COTYLEDON

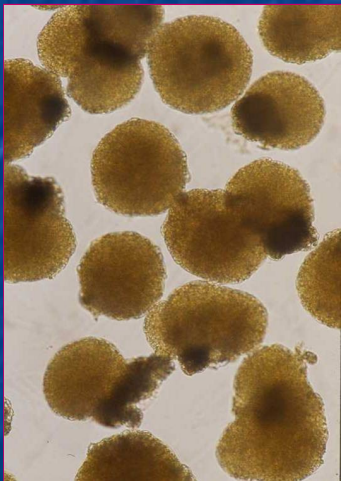
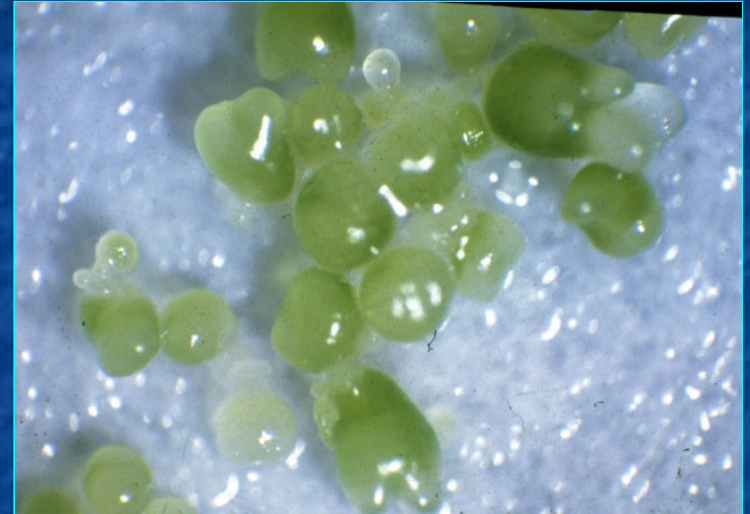
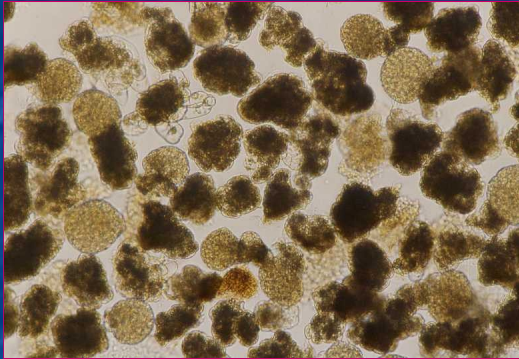
(«чашевидные семядоли»)

(CUC) 1,2,3 – гены, кодирующие три близких трансфактора.

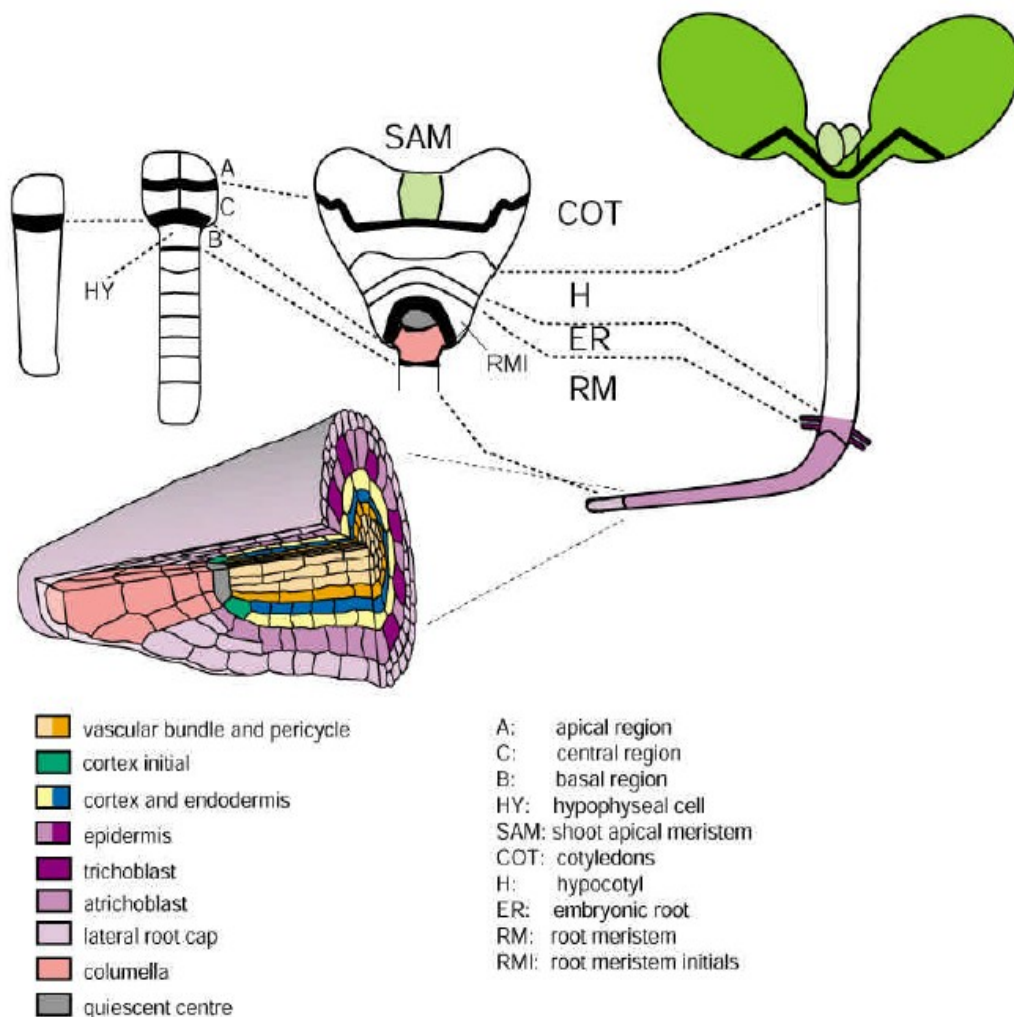
CUC влияют (тормозят) транспорт ауксина.



Соматический эмбриогенез – модель для изучения механизмов эмбриогенеза *in vivo*



Эмбриогенез у арабидопсиса



Установление оси
«корень – побег».

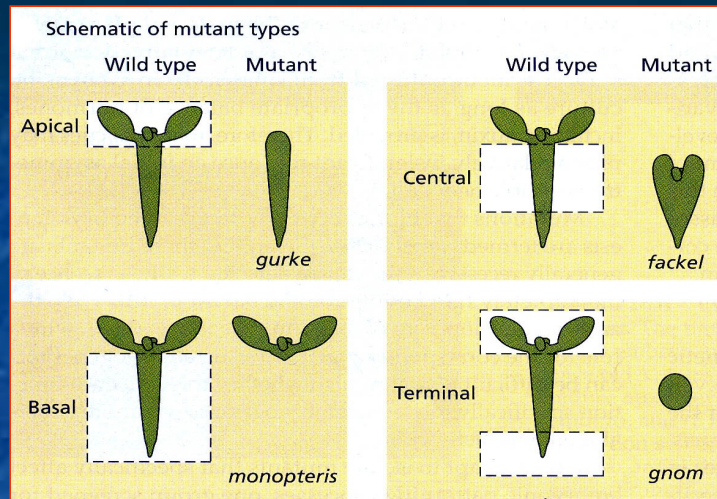
Зигота делится
ассиметрично,
образуются суспензор и
зародышевая клетка.
Деление зародышевой
клетки приводит к
формированию меристем
(рядом с суспензором –
корневая).

Формируется сосудистый
камбий – связь меристем.

Из апикальной меристемы
стебля формируются
зародышевые листья
(семядоли).

Наконец, все это
«упаковывается» в семя.

Главную роль в регуляции эмбриогенеза играет ауксин



Мутанты по эмбриогенезу у *Arabidopsis*

GURK – отсутствуют апикальная меристема и семядоли. Кодировать ацетил-СоА карбоксилазу

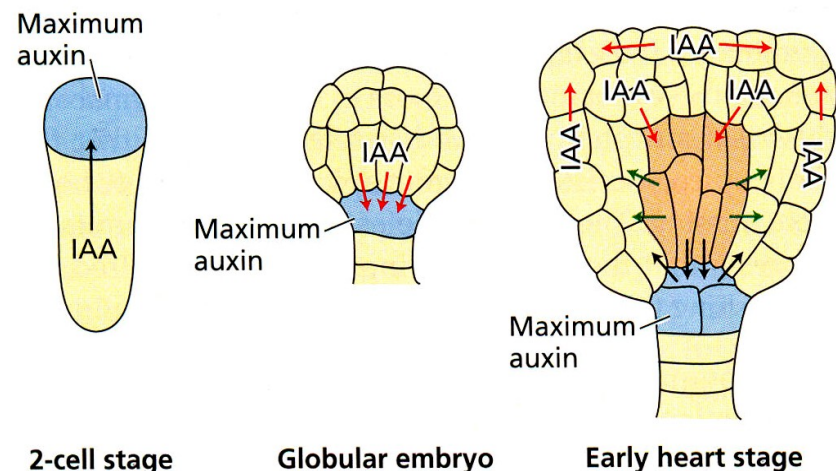
FAKEL – отсутствует гипокотиль. Кодировать стерин C14 редуктазу

MONOPTEROS (MP) – отсутствуют гипокотиль и корни. Кодировать трансфактор ауксинового ответа ARF

GNOM (GN) – редуцированы апикальные побеговая и корневая меристемы. Кодировать GEF – фактор обмена гуаниновых нуклеотидов. GEF важен для распределения транспортеров ауксина PIN.



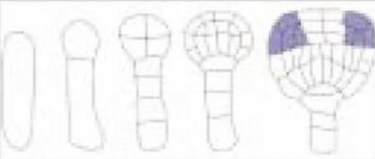
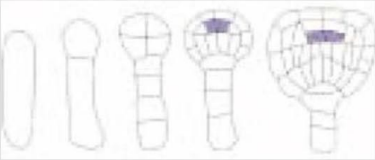
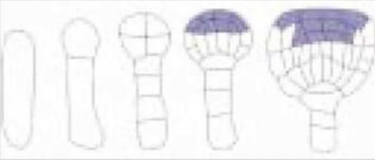
Транскрипция разных генов в процессе эмбриогенеза



Потоки ауксина в ходе эмбриогенеза, регулируемые распределением PIN

Table 1

Transcriptional patterns in *Arabidopsis* embryos. (Weijers, Jurgens, 2004)

Gene	mRNA expression	Reference(s)	Gene	MRNA expression	Reference(s)
<i>AtML1</i>		[6]	<i>WOX5</i>		[7**]
<i>PIN1</i>		[30]	<i>WOX8</i>		[7**]
<i>MP; BDL</i>		[16,18]	<i>WOX9</i>		[7**]
<i>PIN7; ASK₁ ptrak276S</i>		[8**,10**,31]	<i>ANT</i>		[33]
<i>PIN4</i>		[32]	<i>REV</i>		[34]
<i>WUS</i>		[5]	<i>PHV</i>		[34]
<i>WOX2</i>		[7**]	<i>DR5::GFP</i>		[10**]

Schematic drawings represent a simplified interpretation of the reported mRNA expression of each gene in the zygote, the one-cell, octant, early globular, and triangular stages. The images depicted here may not exactly represent stages for which mRNA expression has been reported. Note that for most genes, early expression has not been studied, and the stages for which expression has not been reported have been left blank. Different shades of blue represent different transcription levels. Abbreviations: *ANT*, *AINTEGUMENTA*; *ASK*, *Arabidopsis SHAGGY-related protein kinase*; *AtML1*, *Arabidopsis thaliana MERISTEM LAYER1*; *PHV*, *PHAVOLUTA*; *REV*, *REVOLUTA*.

Паттерн транскрипции мРНК в зародышах арабидопсиса

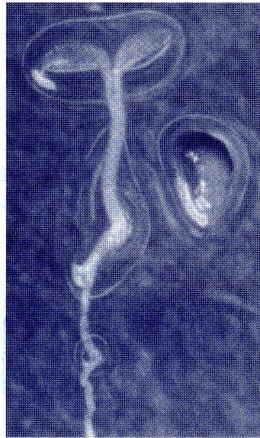
Abbreviations

ARF5	AUXIN RESPONSE FACTOR5
AXR1	AUXIN RESISTANT1
BDL	BODENLOS
CLV3	CLAVATA3
DR5	DIRECT REPEAT5
GFP	green fluorescent protein
GN	GNOM
HD	Homeodomain
MAPK	mitogen-activated protein kinase
MP	MONOPTEROS
PIN	PIN-FORMED
WOX	WUS-RELATED HOMEBOX
WUS	WUSCHEL

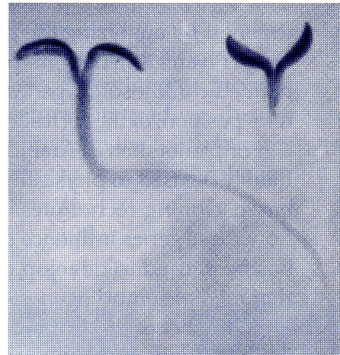
Особенности и механизмы эмбрионального развития растений

Мутанты по эмбриогенезу

(A) Wild type vs. *gnom* mutant (B) Wild type vs. *monopteros* mutant



GNOM genes control apical-basal polarity



MONOPTEROS genes control formation of the primary root

■ Формирование зародыша у растений происходит за счет изменения скорости и направления делений клеток.

Перемещения клеток не происходит.

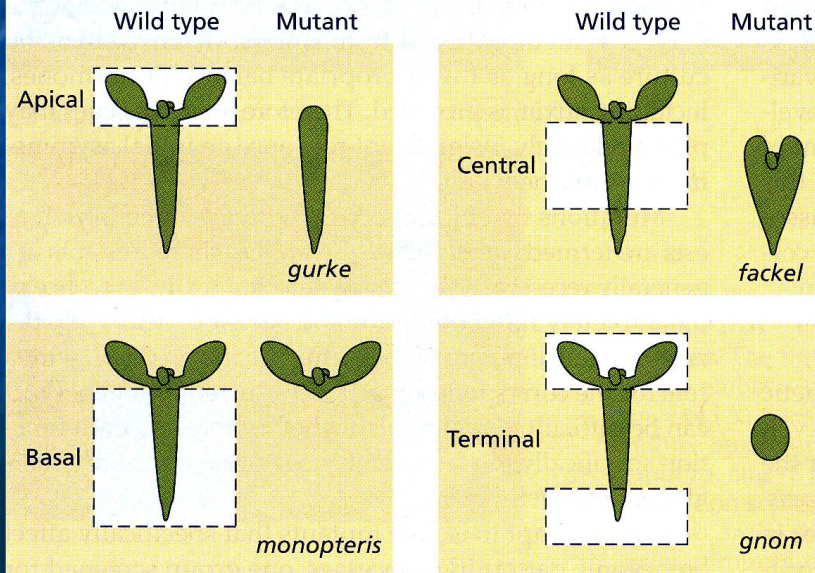
■ Основные факторы:

- скорость деления клеток
- асимметричность деления
- полярность клеток

■ Дифференцировка тканей происходит раньше и независимо от морфогенеза. До начала дифференцировки судьба клетки не определена.

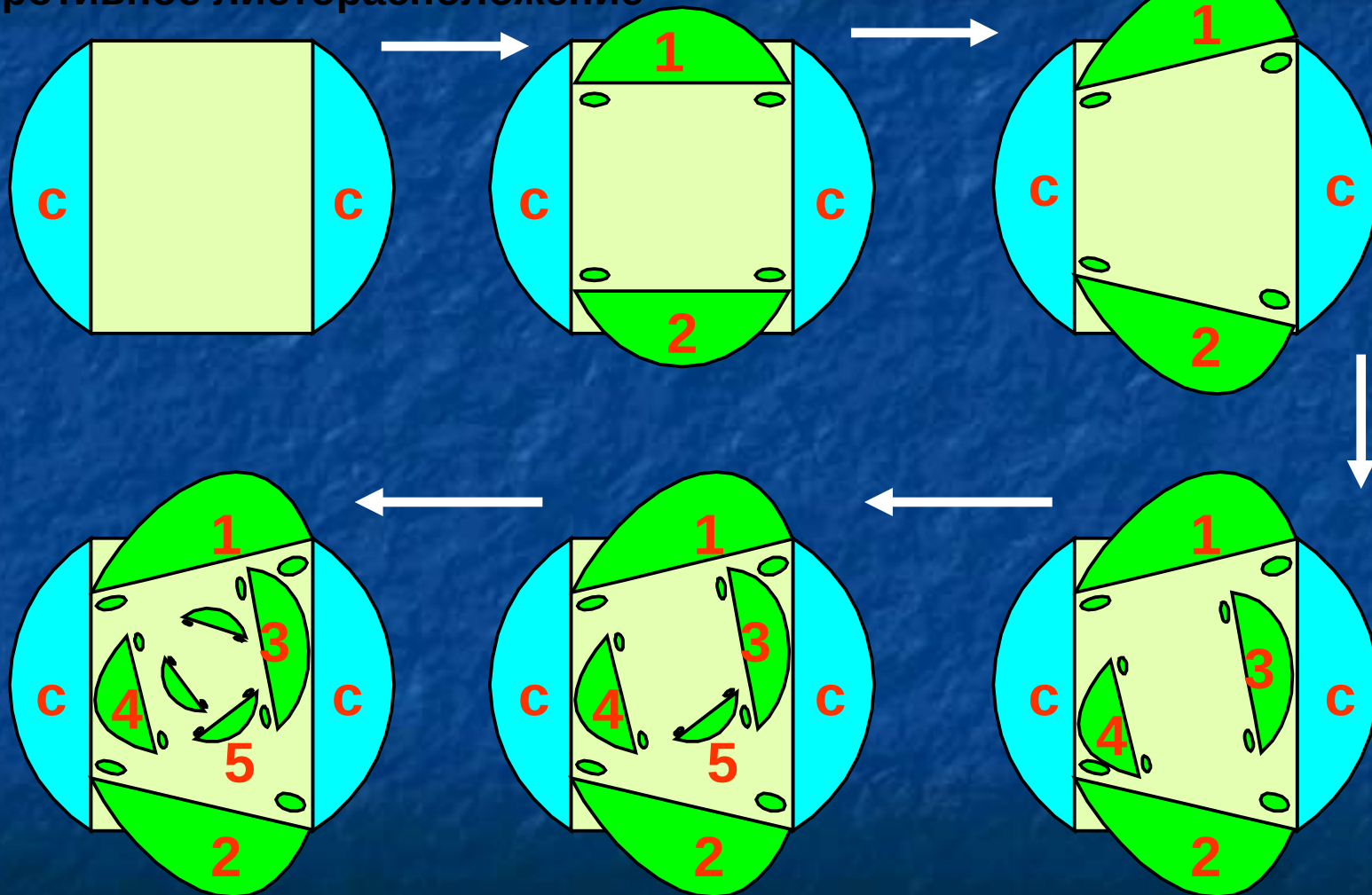
■ Экспрессия «эмбриональных» генов пространственно специфична. Клетки, формирующие определенные зоны зародыша автономны – мутации, затрагивающие одну часть зародыша не проявляются в другой его части.

Schematic of mutant types



Становление спирального филлотаксиса у *Arabidopsis*

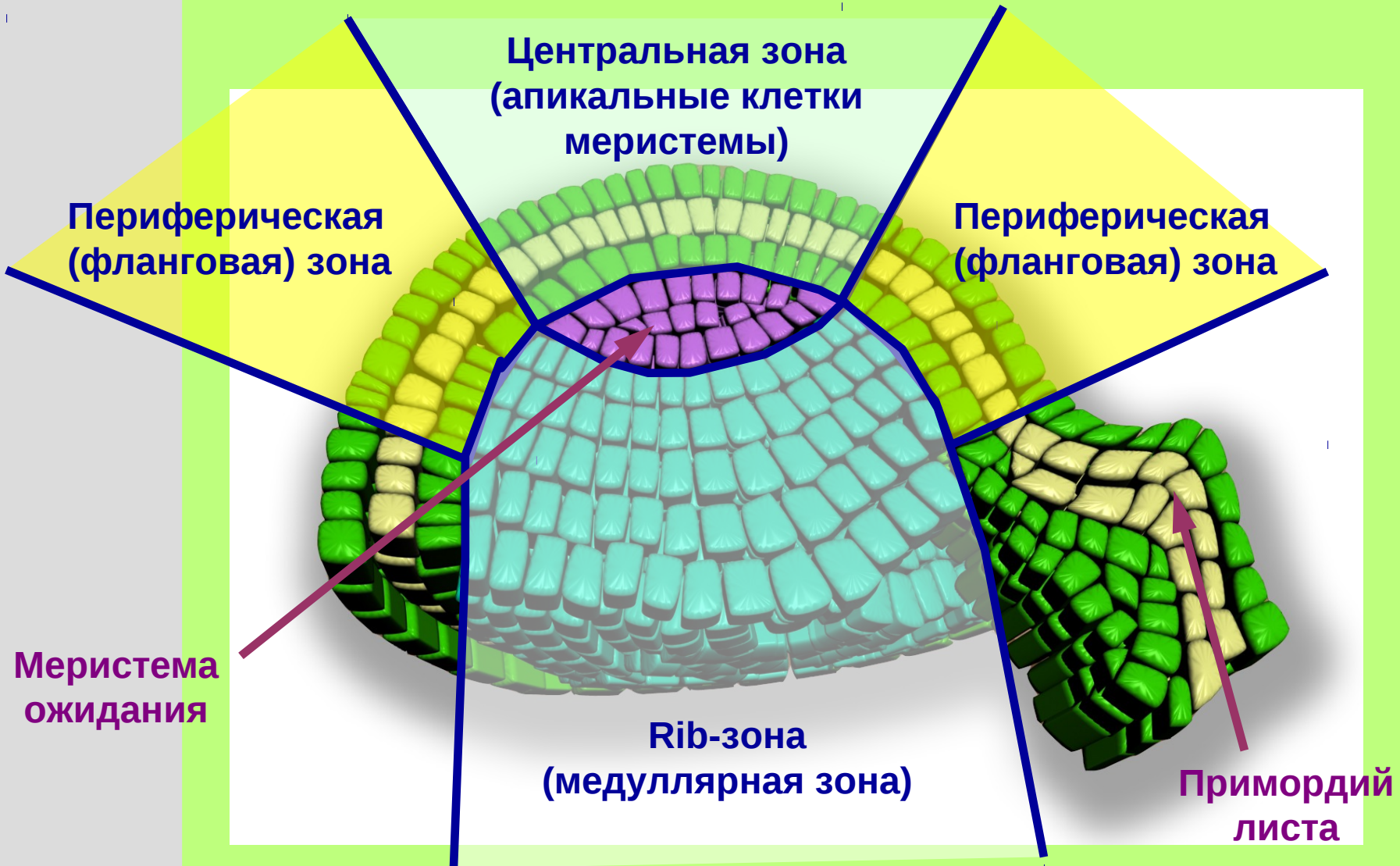
Плоская меристема,
супротивное листорасположение



Объемная меристема,
спиральное листорасположение

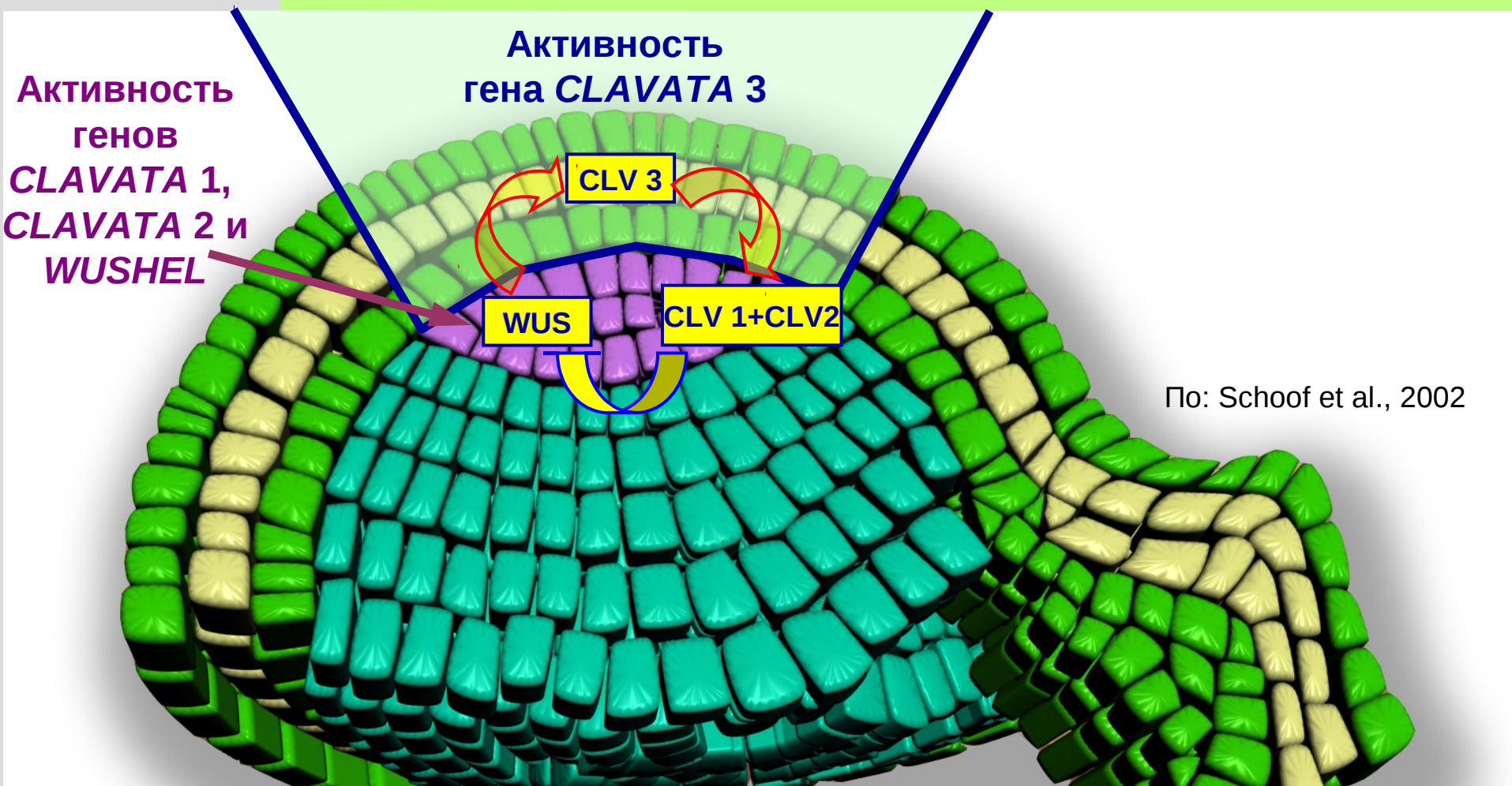
Анатомический подход

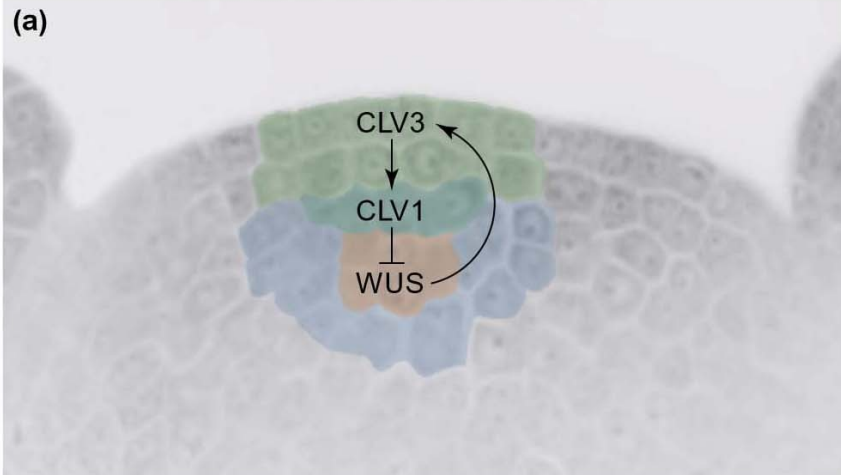
Пространственная организация апикальной меристемы вегетативного побега



Генетический подход

Контроль пролиферативной активности клеток центральной зоны





(b)

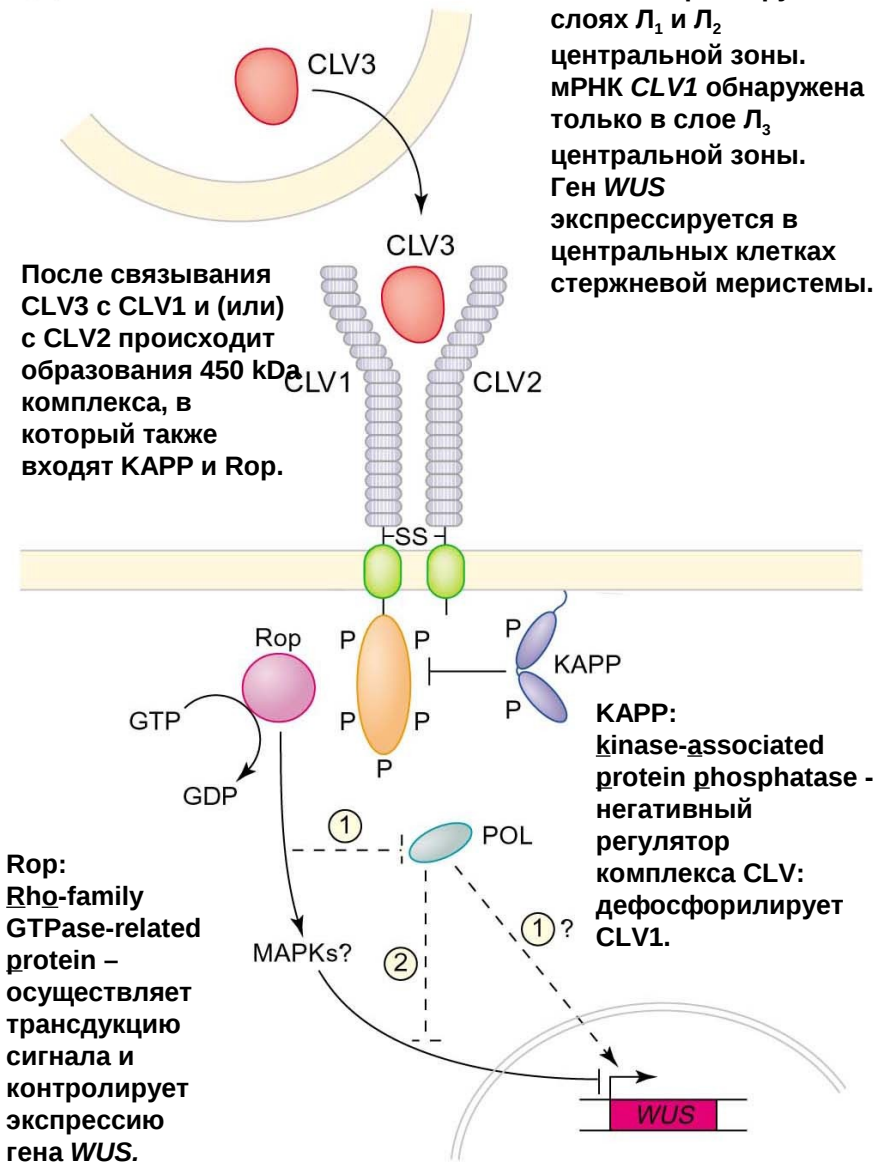
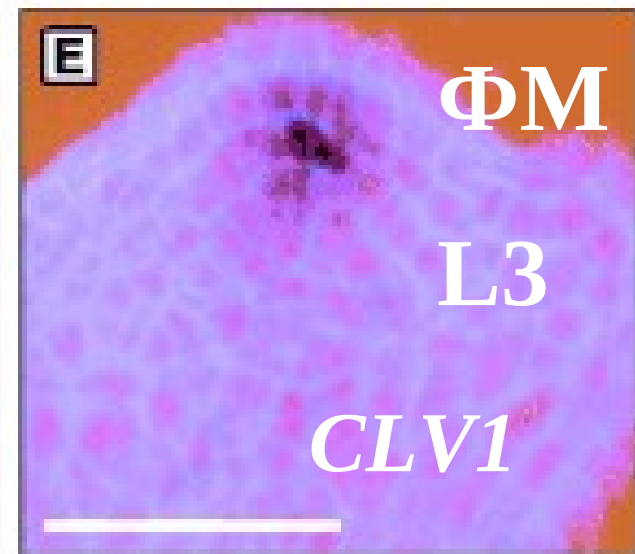
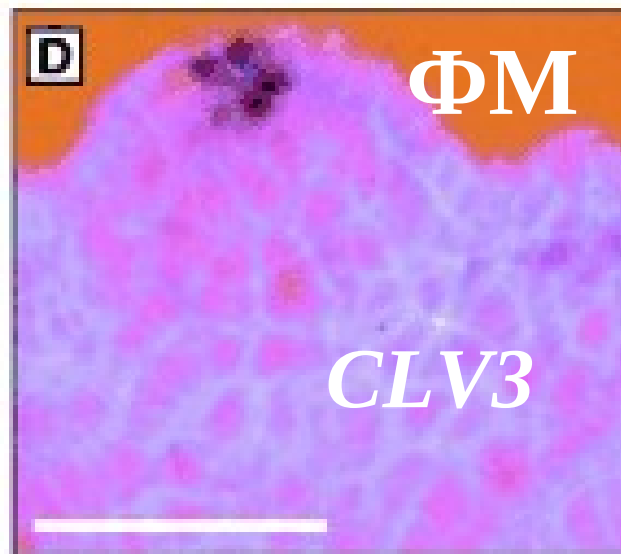
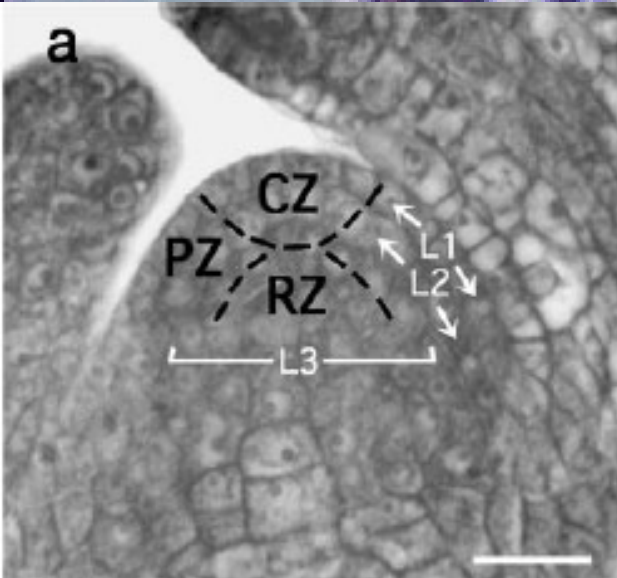
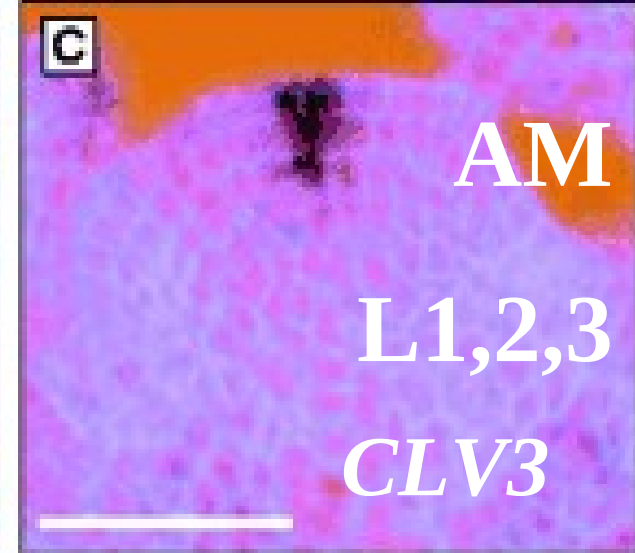
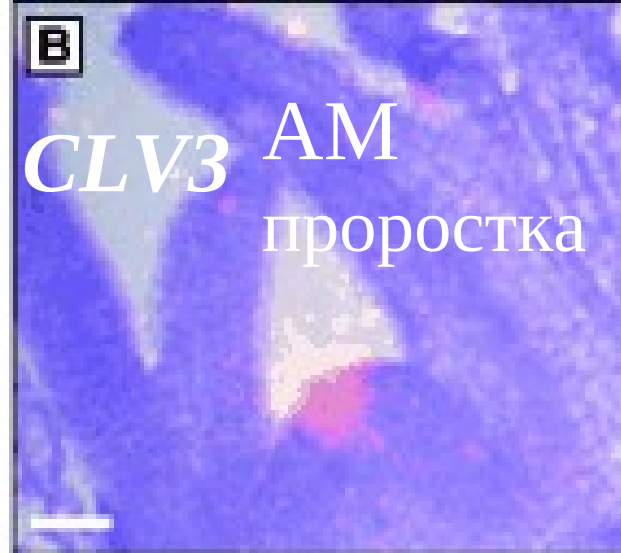
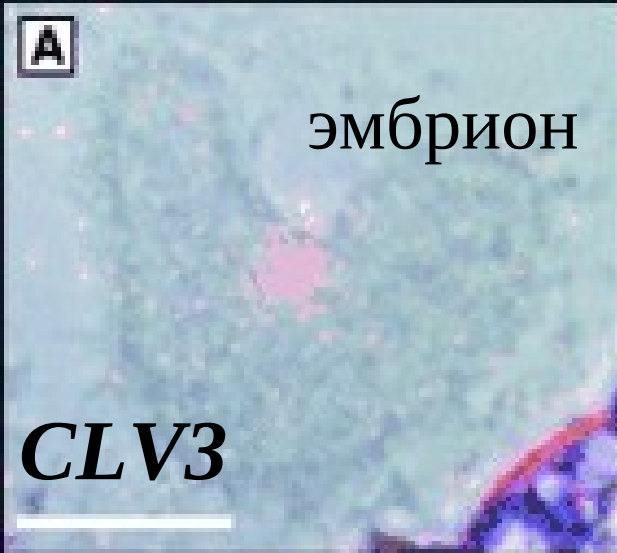


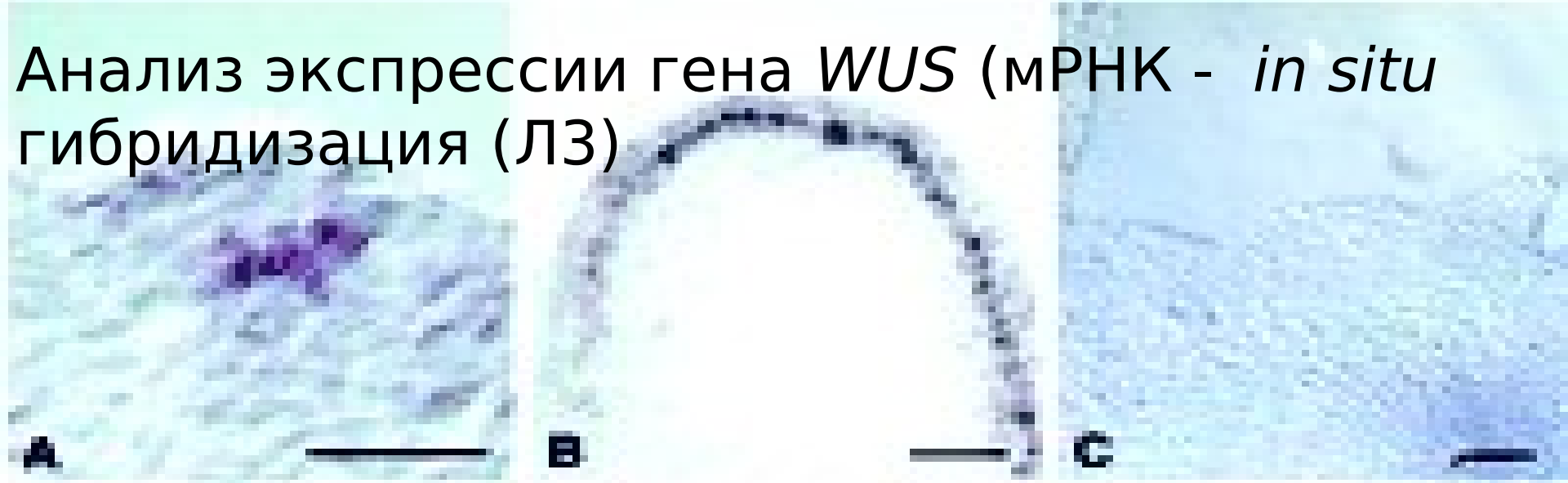
Fig. 3. Coordination of cell proliferation and cell fate decisions across the shoot apical meristem (SAM). (a) Stem cell regulation in the SAM via the CLAVATA–WUSCHEL feedback loop. *CLAVATA3* (*CLV3*) expression is restricted mainly to the L_1 and L_2 of the central zone [13], whereas *CLV1* mRNA can only be detected in the L_3 of the central zone and rib zone [11]. *WUSCHEL* (*WUS*) is expressed in few central cells of the rib zone [21]. The CLV–WUS feedback loop consists of a WUS-mediated signal from the organizing center (OC) that specifies stem cell identity in the outermost layers, which signal back via the CLV pathway to limit the size of the WUS-expressing OC. (b) CLV transduction pathway at the cellular level. The CLV1 and CLV2 leucine-rich repeat (LRR) receptor proteins might homo- or heterodimerize through the formation of disulfide bridges between the conserved cysteines pairs (SS) flanking the LRR domain. The binding of CLV3 to CLV1 and/or CLV2 could promote the assembly of the 450 kDa complex, which also contains a protein phosphatase (KAPP) and a Rho-like GTPase (Rop). KAPP is a negative regulator of CLV signaling, capable of dephosphorylating CLV1. Rop transduces the signal from the CLV complex to downstream targets. By analogy with animal systems [56], the binding of Rop to CLV1 might be mediated by a linker protein, the nature of which remains to be determined. The signaling cascade from the plasma-membrane-bound CLV complex leads to the downregulation of *WUS* transcription in the nucleus. This intracellular signaling cascade might involve mitogen-activated protein kinases (MAPKs), based on the example of other LRR receptor-like kinase



Ген *CLV3* экспрессируется в стволовых клетках, а *CLV1* в более глубоких слоях (там же где *WUS*)

Обнаружено, что в мутантах *clv1* и *clv3* ген *WUS* экспрессируется не в локальном участке, а во всей меристеме побега. Следовательно, **CLV** **WUS**

Анализ экспрессии гена *WUS* (мРНК - *in situ* гибридизация (ЛЗ))



дикий тип
35S::*CLV3*

мутант *clv3*

Растения 35S::*CLV3* по фенотипу похожи на мутанты *wus*, и мРНК гена *WUS* не



**Экспрессия
CLV3 в
растениях
*ANT::WUS***

В растениях с эктопической экспрессией гена *WUS* домены экспрессии генов *CLV1* и *CLV3* значительно расширяются. Эти результаты подтверждают гипотезы, выдвинутые

на основании анализа взаимодействия генов, причем гены *WUS* и *CLV1*,

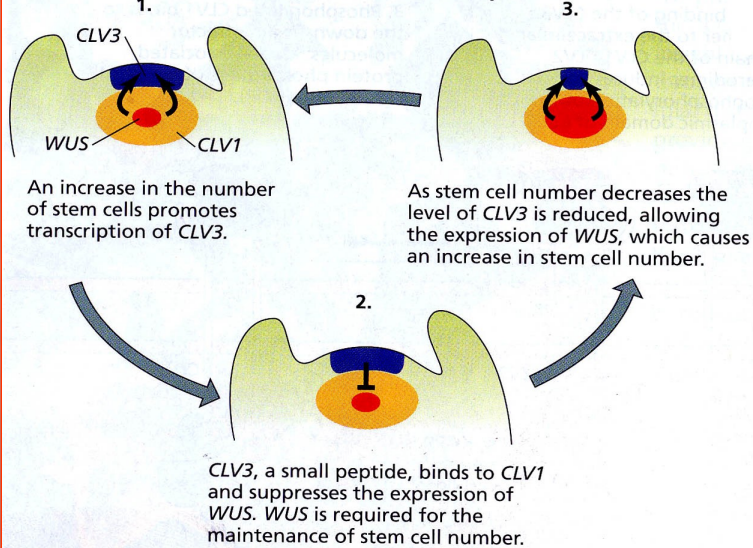
взаимодействуют на уровне регуляции транскрипции.

Ген *CLV1* кодирует рецепторную транс-мембранную протеинкиназу с лейцин-богатым LRR-доменом (компонент сигнальных путей).

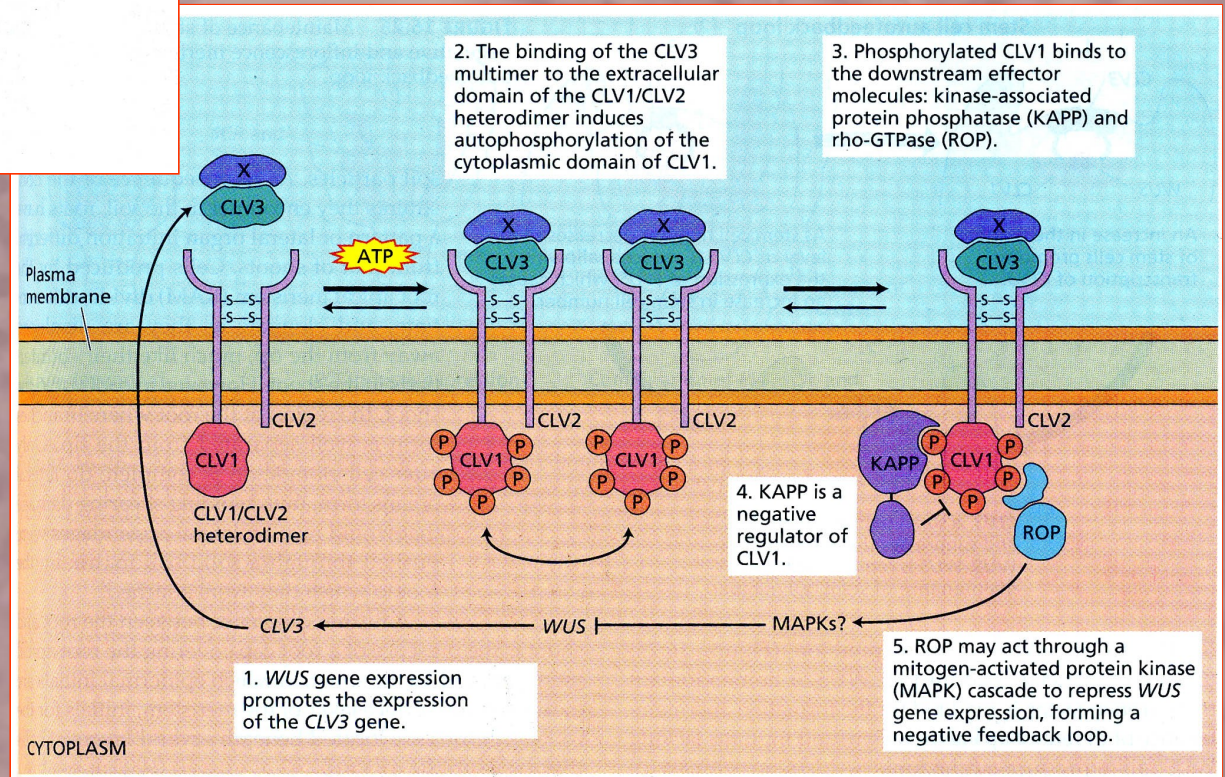
Ген *CLV3* кодирует маленький 96а/к белок, который легко подвергается фосфорилированию.

Развитие SAM регулируется по типу отрицательной обратной связи

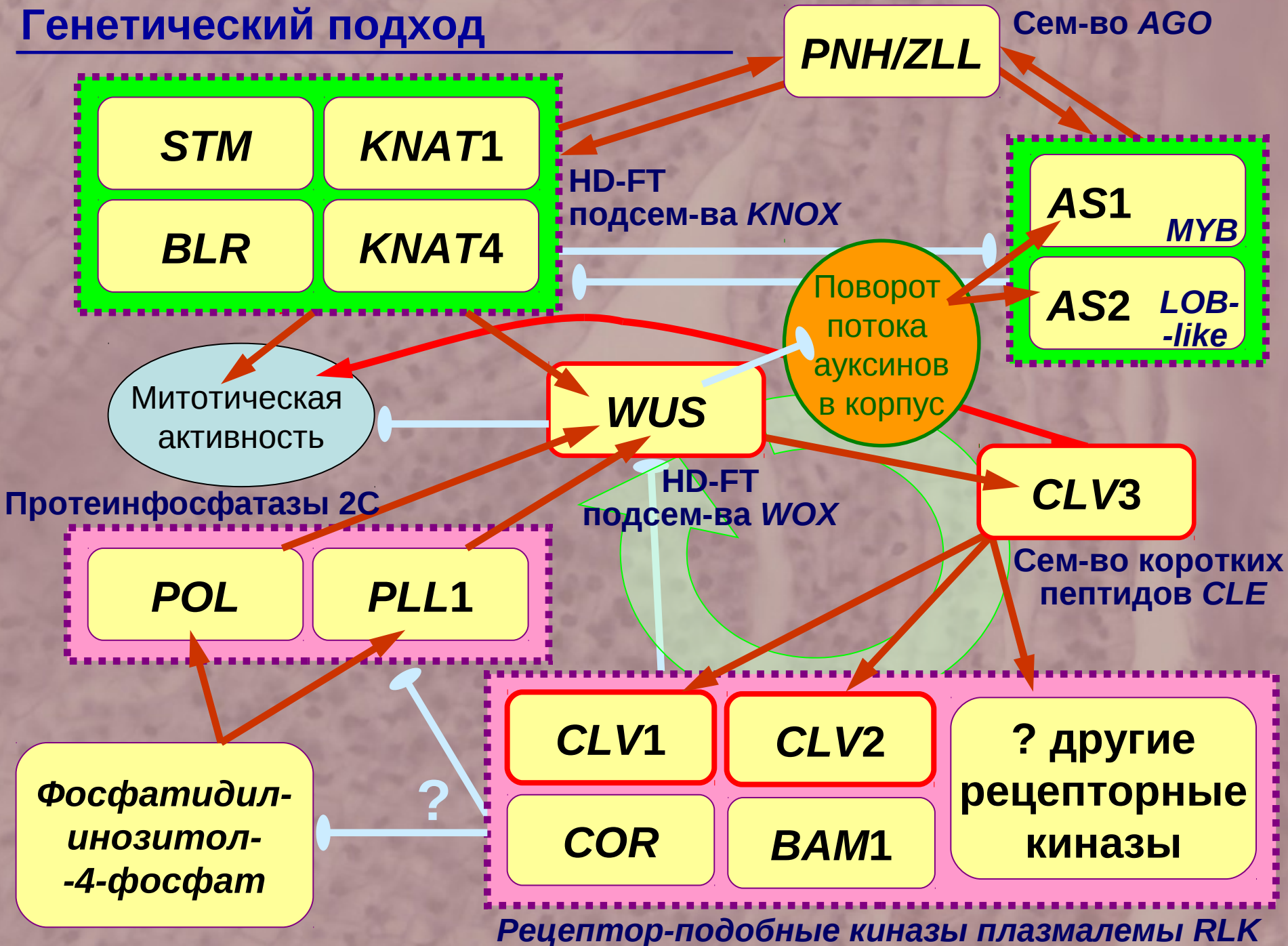
Stem cell autoregulation loop

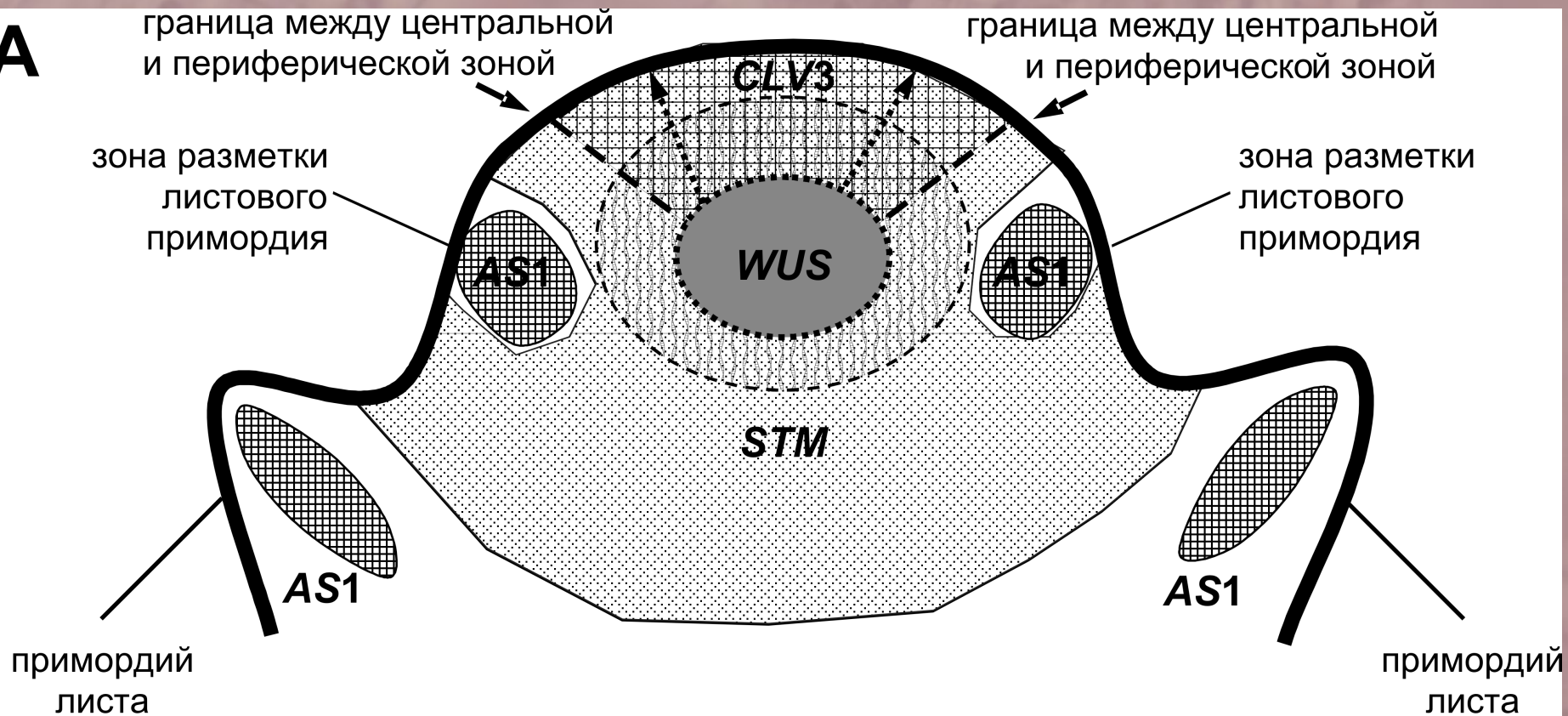


WUSCHEL (WUS) – кодирует трансфактор с гомеодоменом. Активизирует деление клеток SAM **CLAVATA (CLV) 1,2,3**, - функционально связанные гены. **CLV1** – LRR киназа, **CLV2** – LRR-белок. **CLV3** – небольшой (11 kDa) водорастворимый белок. **KAPP** – фосфатаза.



Генетический подход



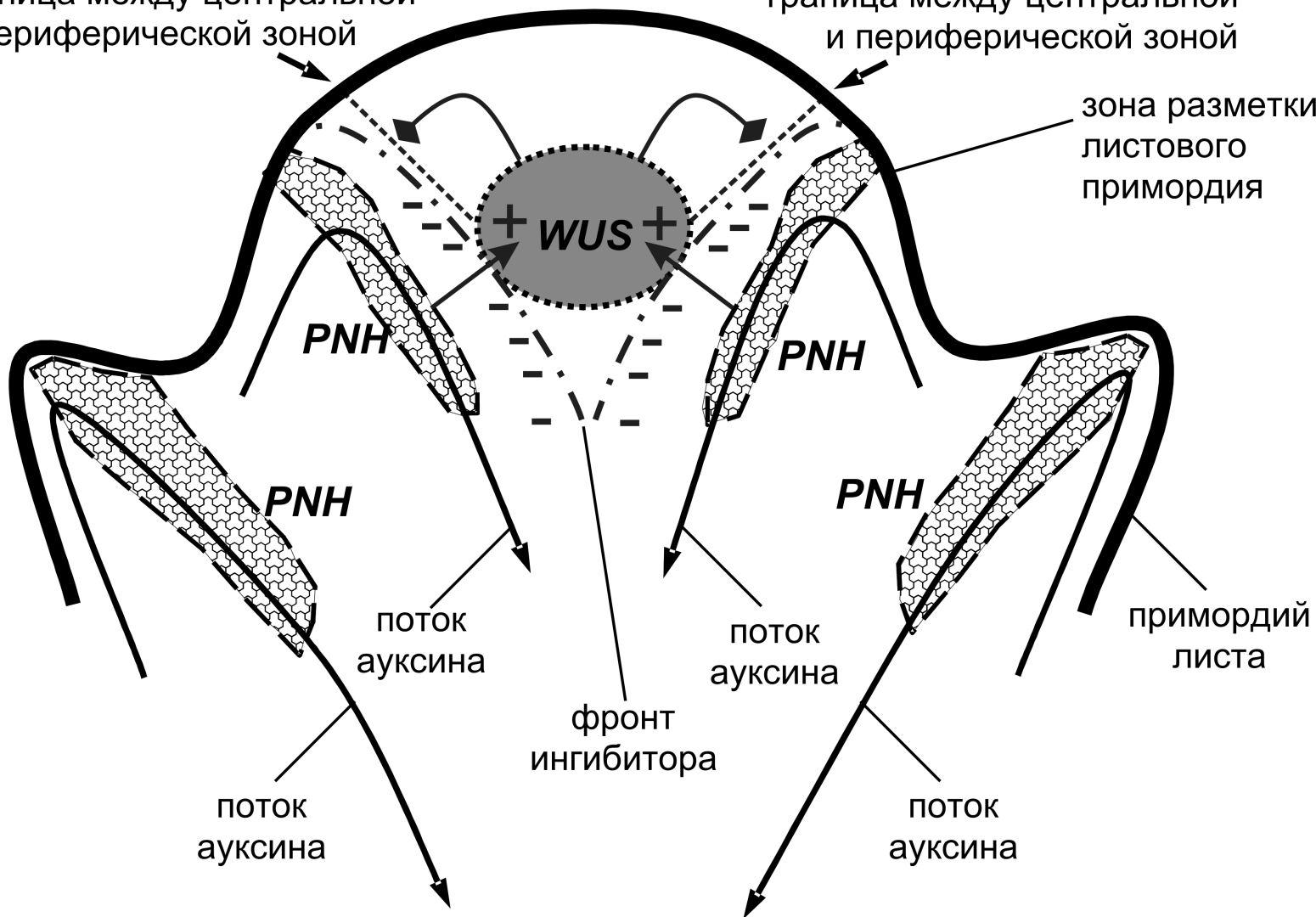
A

Б

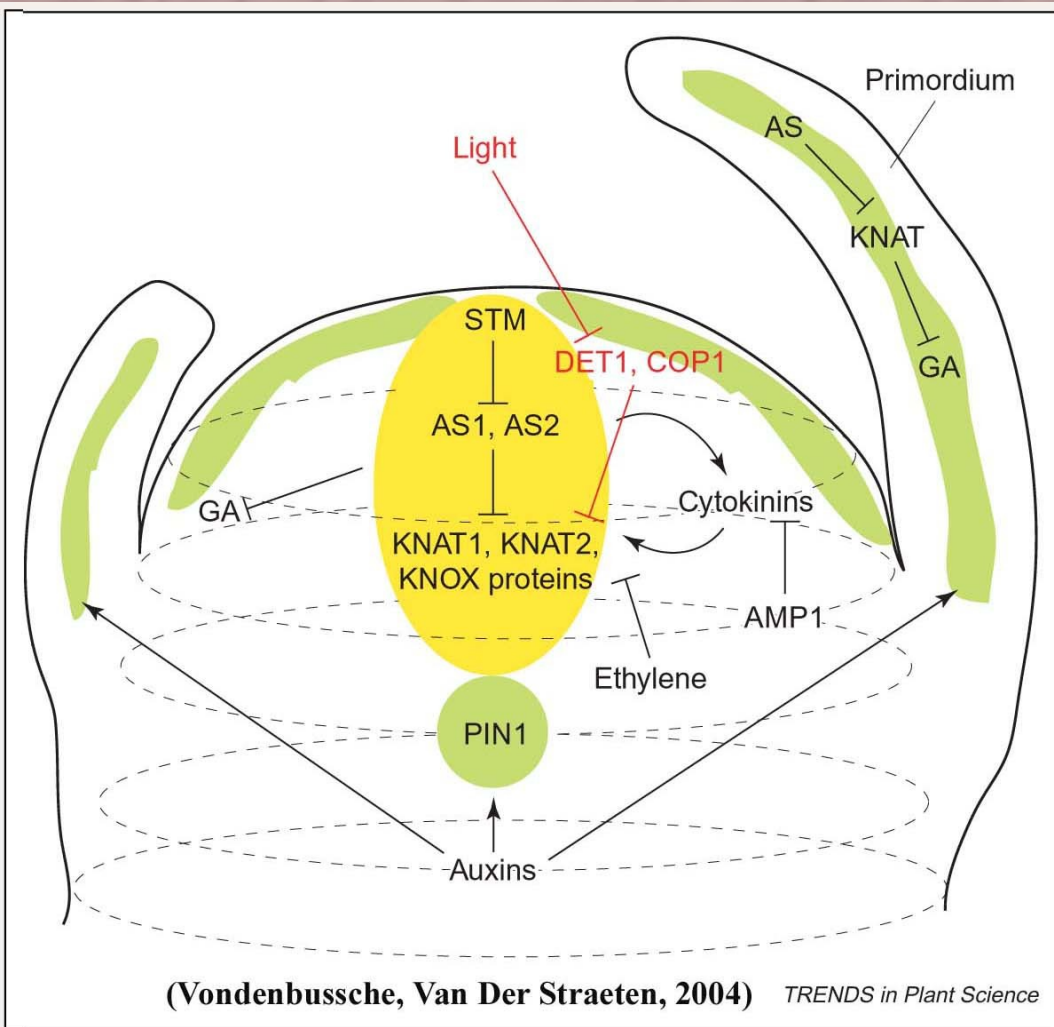
граница между центральной
и периферической зоной

граница между центральной
и периферической зоной

зона разметки
листового
примордия



Генетический и гормональный контроль развития апикальной меристемы побега



Гормональная регуляция апикальной меристемы побега (АМП).

1. В центре меристемы ген *STM* подавляет ген *AS* и активирует, таким образом, гены *KNAT*.
2. Гены *STM* и *KNAT* подавляют синтез ГК в меристеме.
3. В листовых примordiaх активность гена *STM* подавлена и *AS* белки подавляют экспрессию *KNAT*, что приводит к активации синтеза ГК.
4. Взаимодействие между цитокининами и генами *KNOX* стимулирует активность меристемы.
5. *AMP1* подавляет синтез цитокининов и, поэтому, подавляет активность АМП. Этилен также подавляет активность АМП.
6. Активность гена *KNAT2*, вероятно, контролируется светом.
7. Распределение ИУК в АМП контролируется *PIN1*. ИУК контролирует заложение латеральных органов.
8. *PIN1* локализован в клетках эпидермального слоя. В листовых примordiaх *PIN1* присутствует в тканях, из которых формируются сосуды.

Зеленым цветом показана аккумуляция *PIN1* в зоне зарождающихся примордиев, где происходит накопление ауксина, перед тем, как примордий начинает расти.

Развитие побега и работа апикальной меристемы

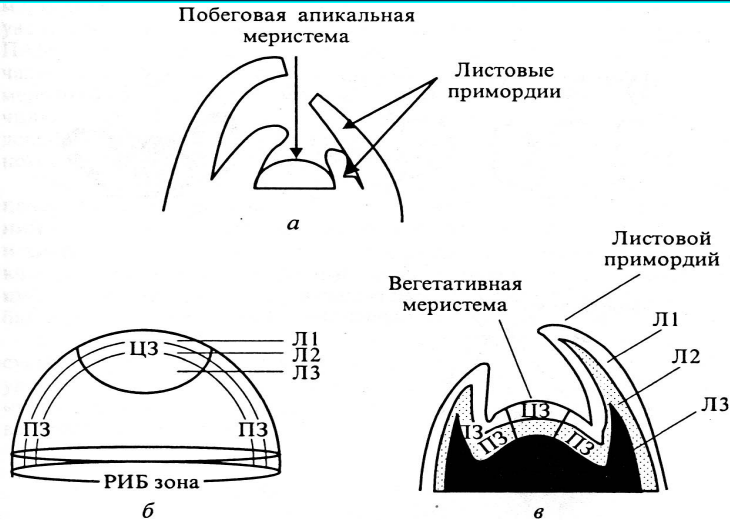


Рис. II.8. Структура апекса и побеговой апикальной меристемы.
 а — апекс, включающий побеговую меристему и листовые примордии; б — зоны и слои побеговой апикальной меристемы; цз — центральная зона; пз — периферическая зона; РИБ зона; Л1, Л2 — туника; Л3 — корпус; в — организация вегетативной меристемы.

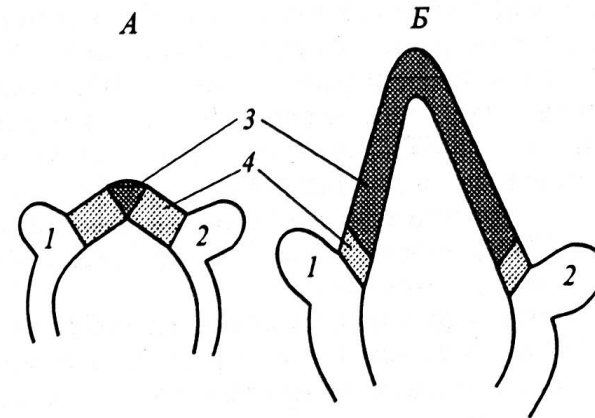
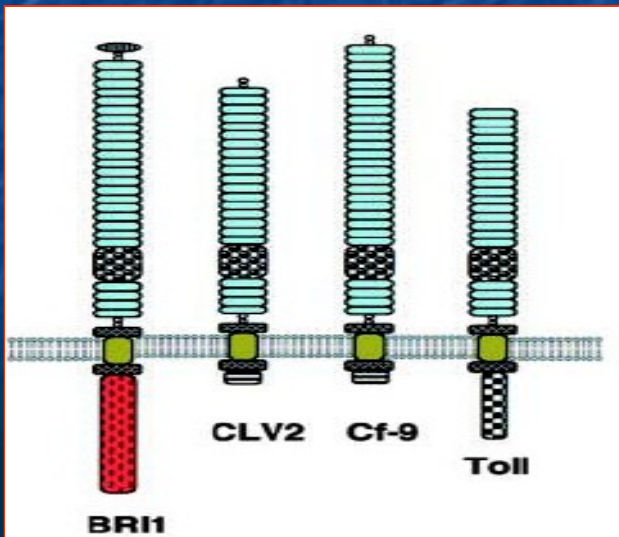


Рис. II.11. Строение побеговых апикальных меристем (ПАМ).
 А — дикий тип; Б — мутант clv; 1, 2 — листовые зачатки; 3 — недифференцированные стволовые клетки; 4 — район формирования органов проростка.



STM – поддержание стволовых клеток SAM в недифференцированном состоянии

WUS - поддержание клеточных делений в SAM

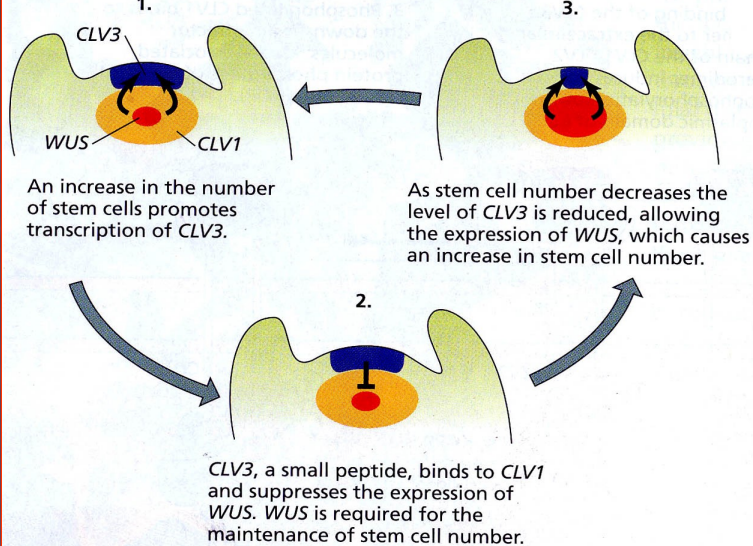
CLV-1 – формирование органов и тормоз делений; имеет LRR участок из повторяющихся лейцин-обогащенных фрагментов из 24 а-к. на N-конце **ZLL (ZWILLE, «рогатка»)** – организация SAM.

STM и **CLV-1** – антагонисты. Баланс между ними регулирует соотношение дифференцированных и недифференцированных клеток в ответ на эндо- и экзогенные факторы.

WUS регулируется как **STM**, так и **CLV-1**

Развитие SAM регулируется по типу отрицательной обратной связи

Stem cell autoregulation loop



1. Трансфактор, кодируемый геном *WUS*, активирует деление клеток апекса стебля. Увеличение числа клеток апекса стебля увеличивает транскрипцию *CLV3*.

2. *CLV3*, маленький пептид, может легко транспортироваться, связывается с *CLV1*, что подавляет экспрессию гена *WUS*, который необходим для поддержания клеток апекса стебля

3. В результате число клеток апекса стебля уменьшается, что приводит к снижению уровня *CLV3*, что вызывает увеличение экспрессии *WUS*, что активизирует деление клеток апекса стебля.

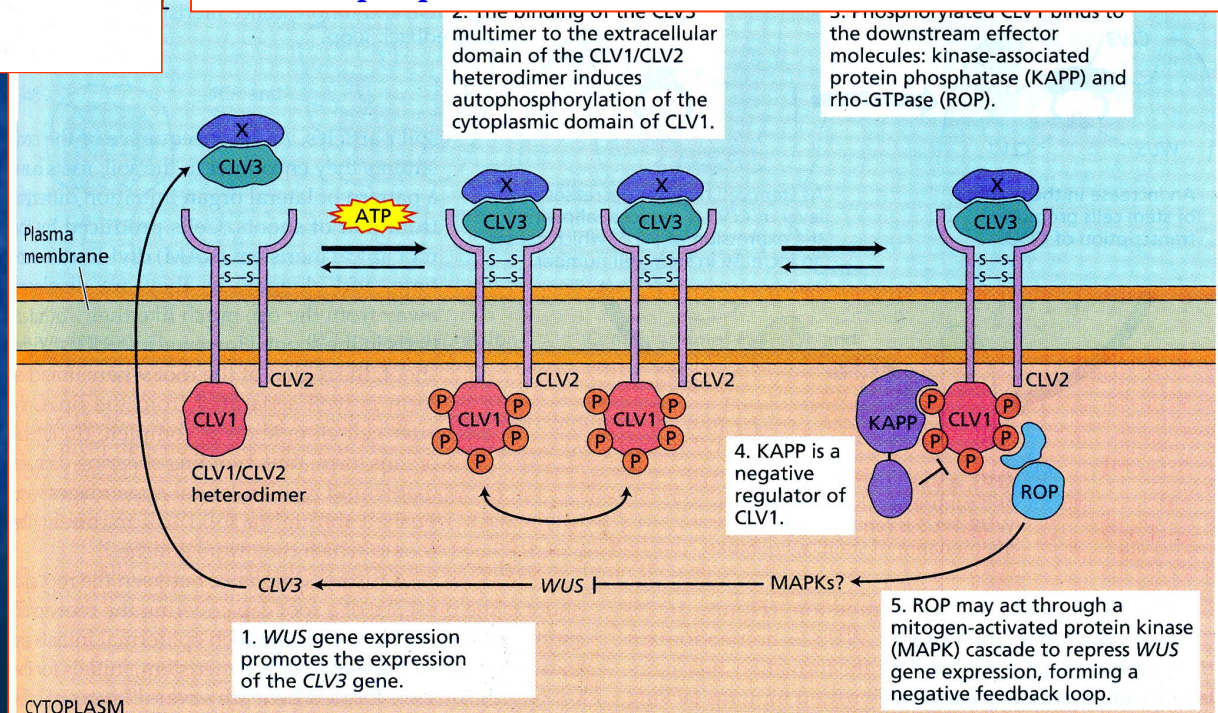
WUSCHEL (WUS) – кодирует трансфактор с гомеодомен-боксом. Активизирует деление клеток SAM. Может напрямую ингибировать экспрессию генов *ARR*

(*Arabidopsis Response Regulator*), многие из которых (*ARR5*, *ARR6*, *ARR7*, *ARR15*) участвуют в петле отрицательной регуляции цитокининового сигналинга

CLAVATA (CLV) 1,2,3, - функционально связанные гены. *CLV1* – LRR киназа, *CLV2* – LRR-белок.

CLV3 – небольшой (11 kDa) водорастворимый белок.

KAPP – фосфатаза.



АУКСИНЫ

Транспорт ауксинов

Выход ауксинов из клетки

В цитозоле pH 7,2, ауксин в диссоциированной форме, поэтому он концентрируется в клетке (так как IAA^- плохо проходит через мембрану).

Выход – семейство переносчиков PIN (название от pin-shaped inflorescences – булавковидное соцветие, по мутанту PIN1)

Они располагаются как и предсказано – по линии транспорта ауксинов.

Разные белки – в разных тканях.

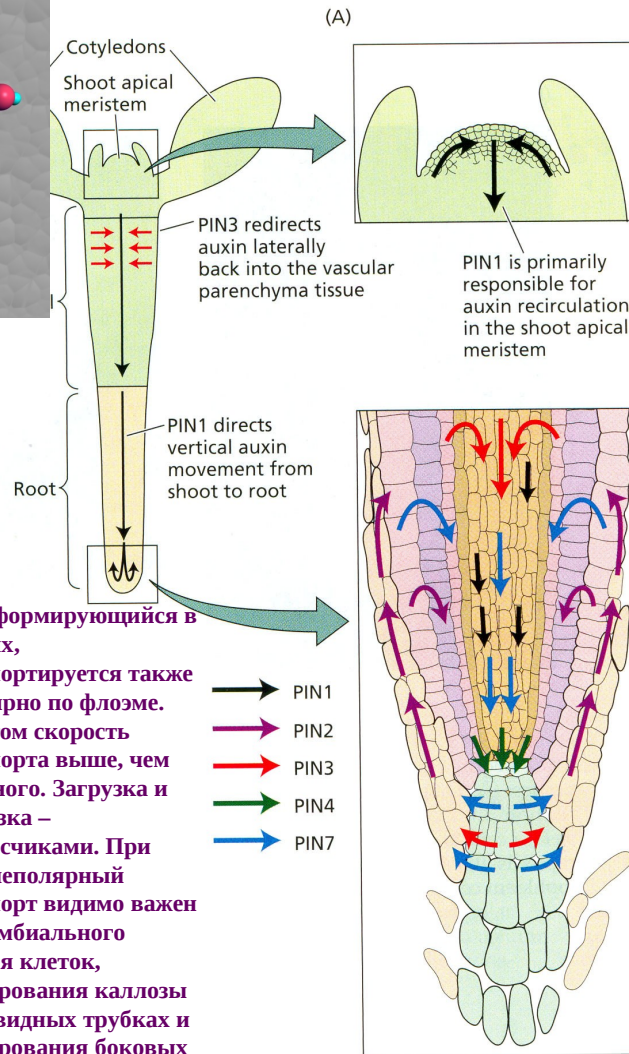
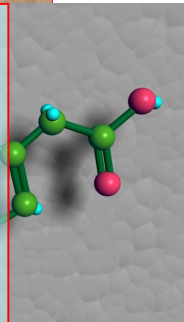
Работа PIN связана с другими белками – регуляторными и транспортными.

В частности, **АТФ-зависимые переносчики, принадлежащие к семейству MDR/PGR белков (multidrug resistance/P-glycoprotein - PGP)** -. Это интегральные белки – анионные транспортеры.

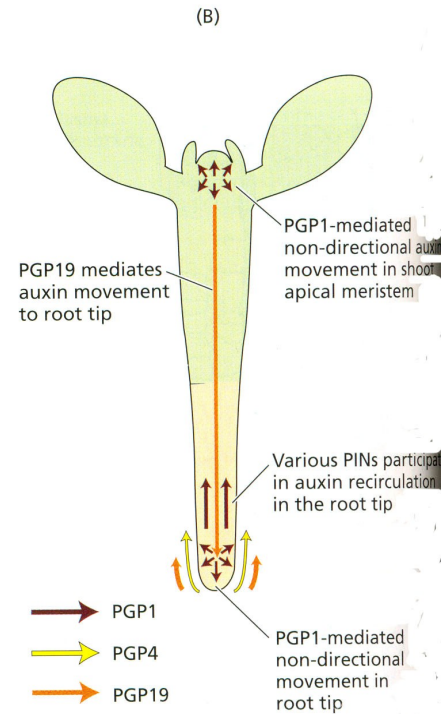
У арабидопсиса – 21, у риса – 17 PGP.

Три PGPs – это транспортеры ауксина.

PIN и PGPs действуют синергично.



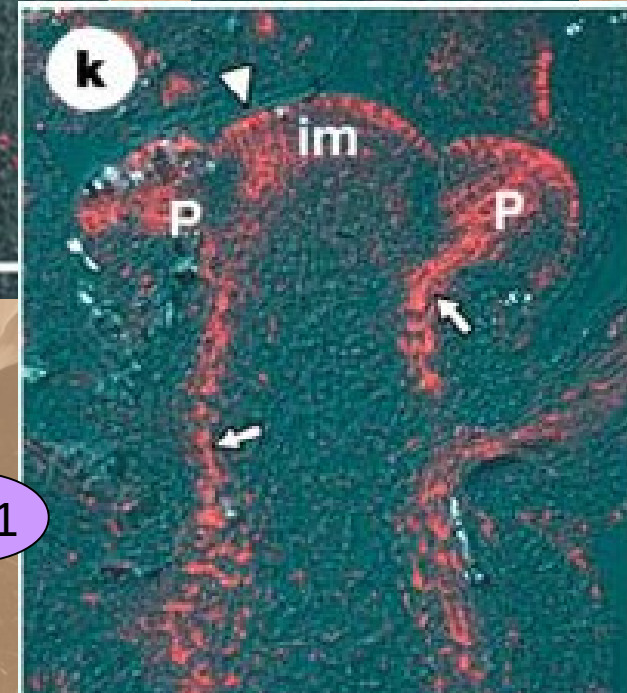
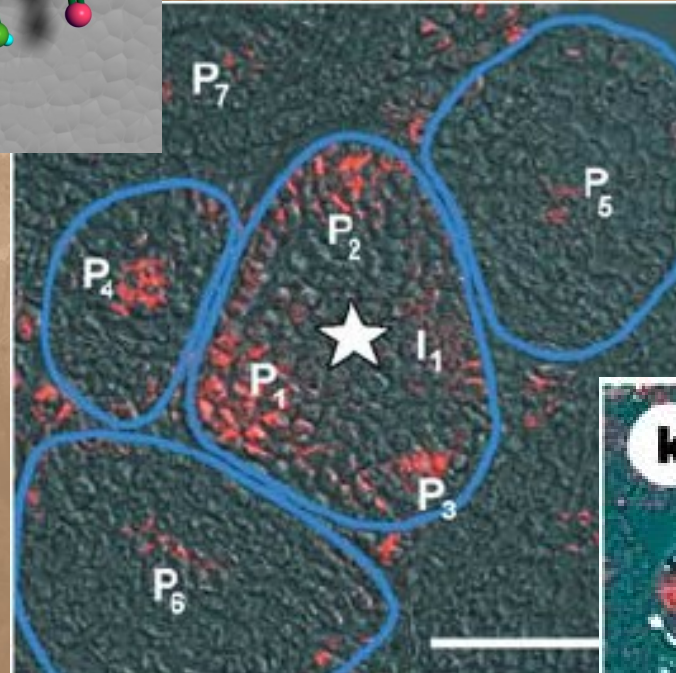
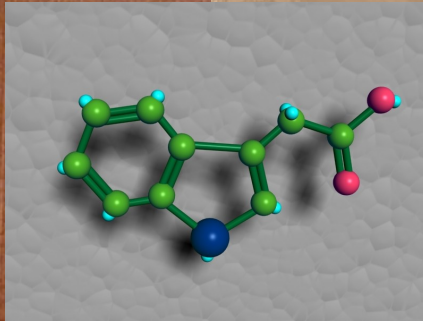
ИУК, формирующийся в листьях, транспортируется также неполярно по флоэме. При этом скорость транспорта выше, чем полярного. Загрузка и разгрузка – переносчиками. При этом неполярный транспорт видимо важен для камбиального деления клеток, формирования каллозы в ситовидных трубках и формирования боковых корней. Он может вносить значительный вклад в поступление ауксина в корни.



PIN1 – вертикальный транспорт ИУК от побега к корню
PIN3 – возврат ауксина в сосудистую паренхиму

АУКСИНЫ

Роль ауксинов в закладке листа



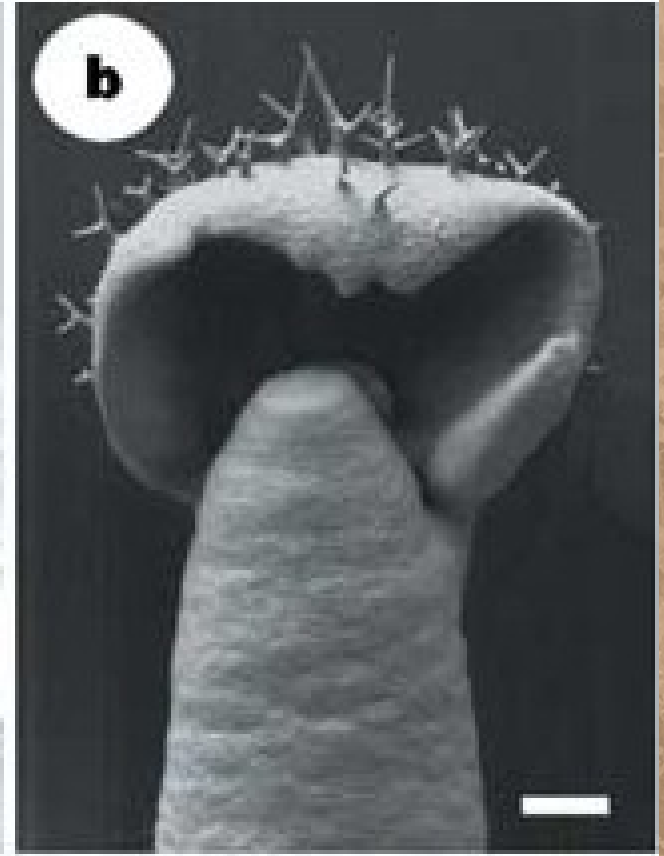
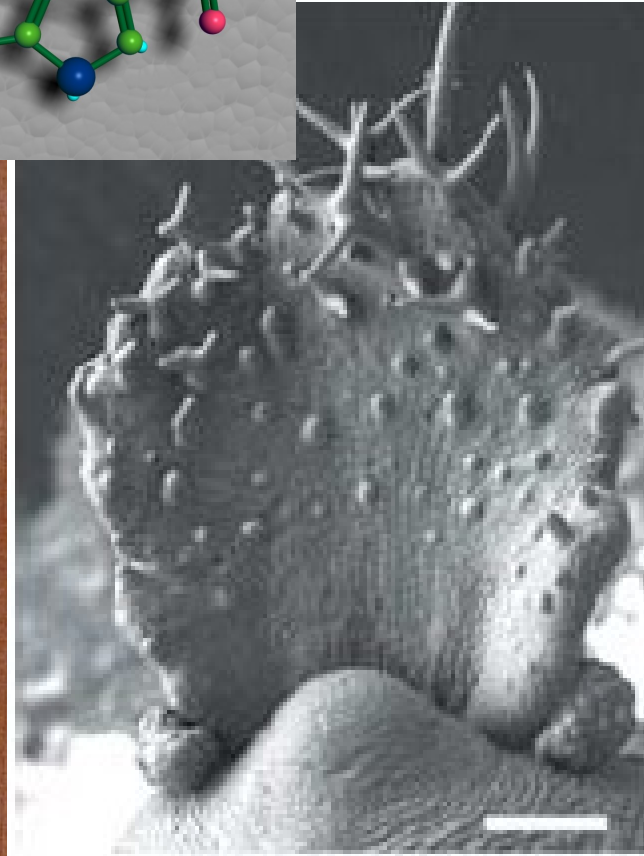
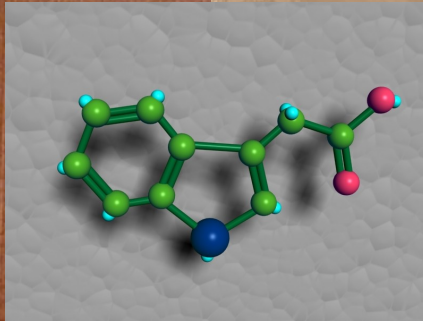
PIN1

From D.Reinhardt et al., 2003

АУКСИНЫ

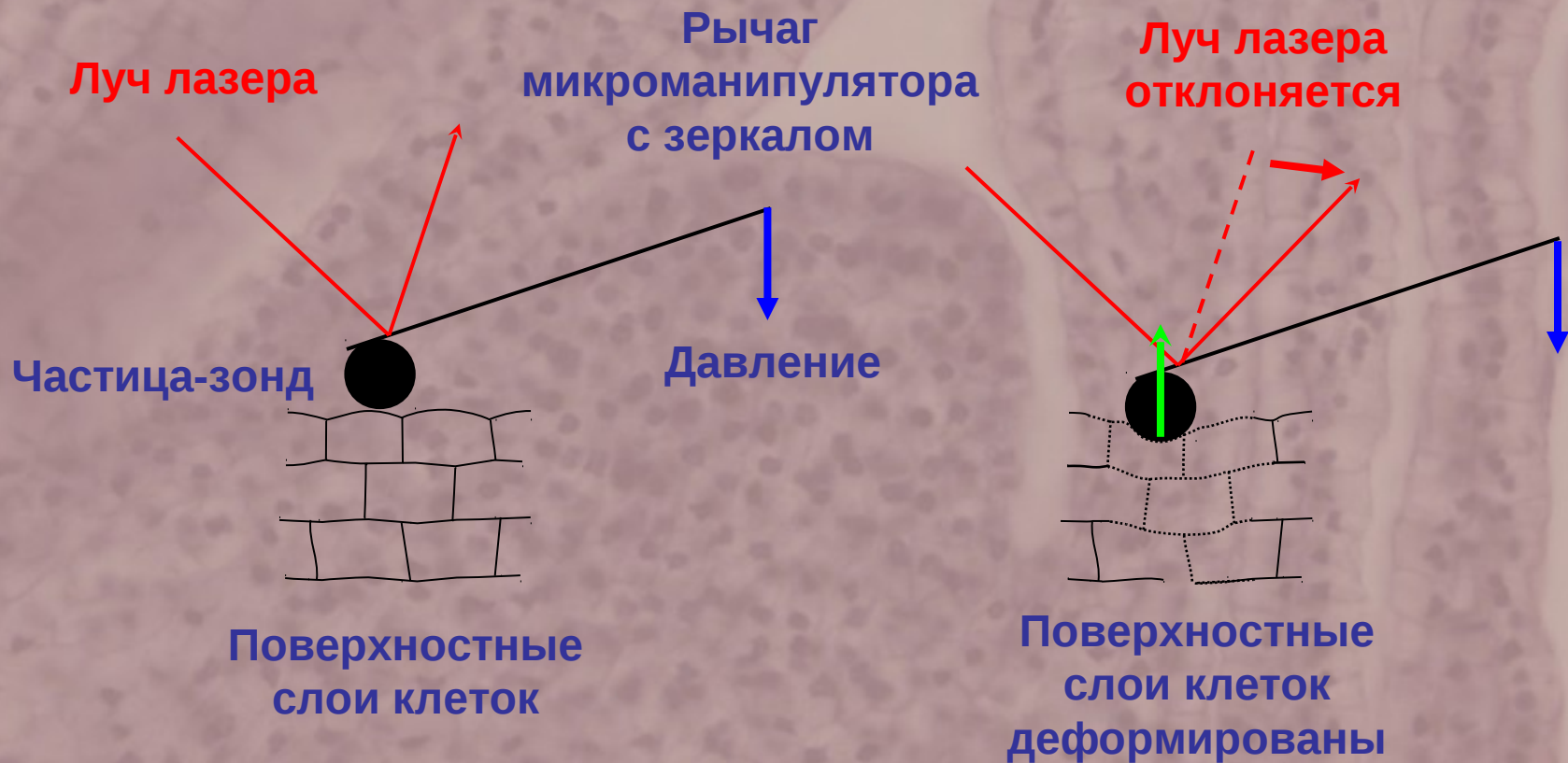
Роль ауксинов в закладке листа

У мутантов по гену *pin1* листья развиваются только в месте прикладывания блоков с ауксином



From D.Reinhardt et al., 2003

Механические свойства меристем

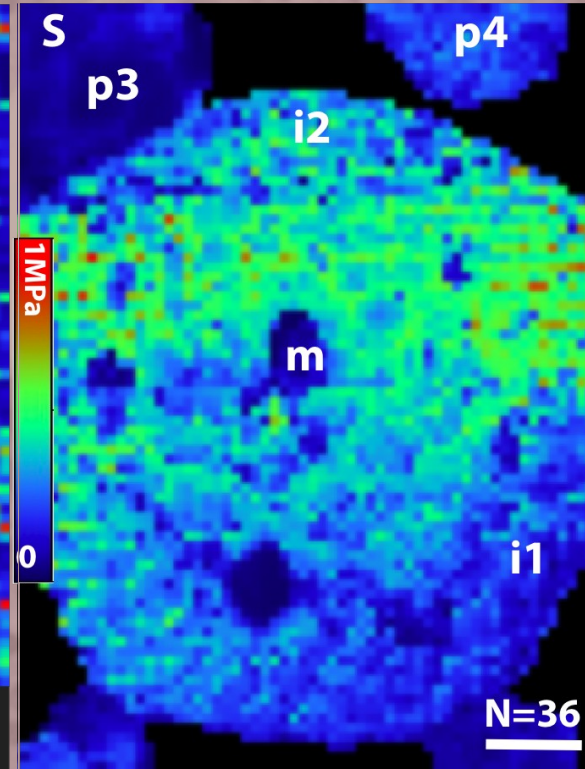
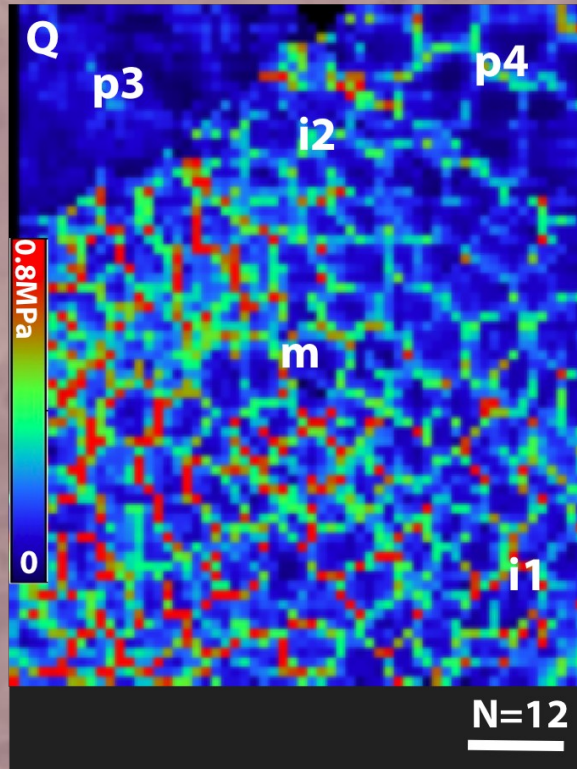
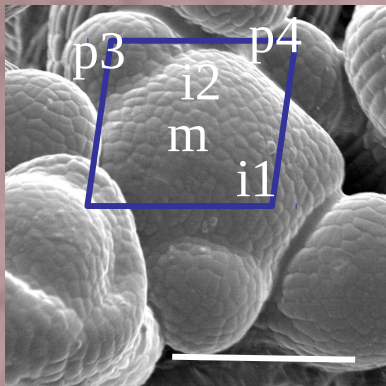
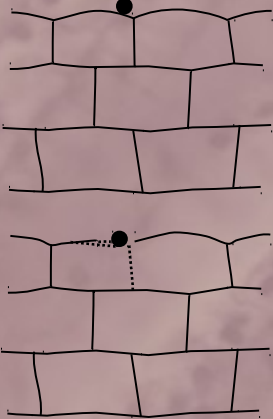


Arabidopsis thaliana

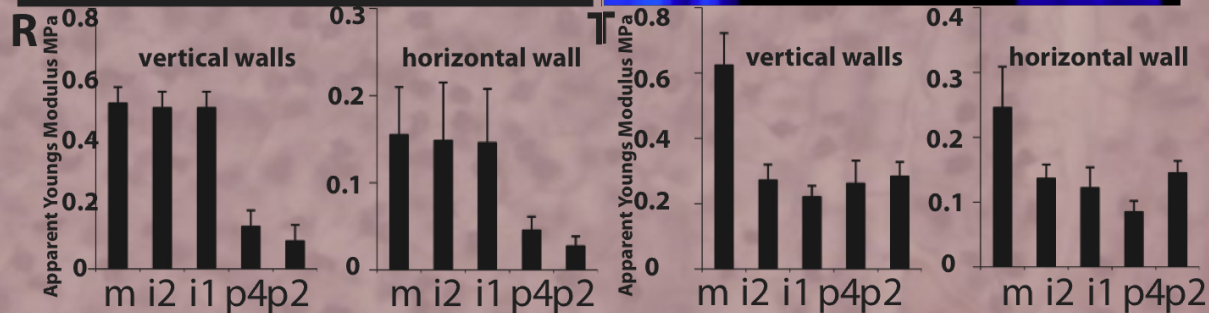
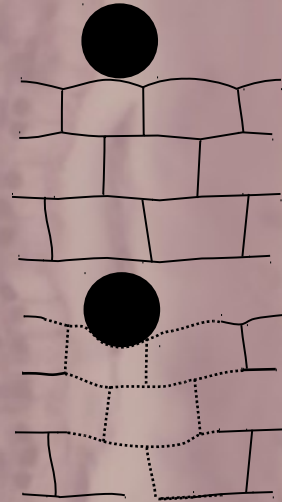
Из: Peaucelle et al., 2008

Механические свойства меристем

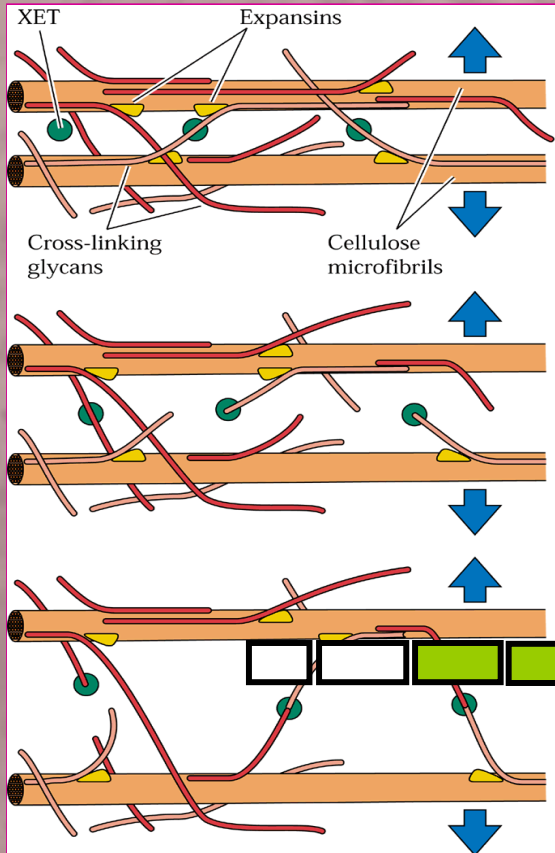
Частица-зонд
малого
диаметра



Частица-зонд
большого
диаметра



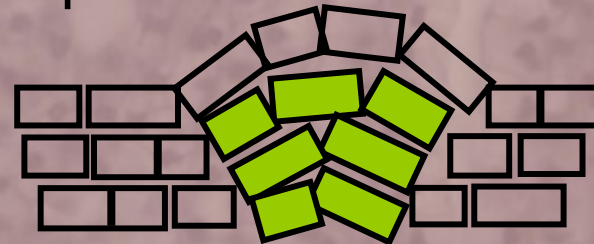
Механические свойства меристем



в области инициации примордия
Исходная модель
снижение жёсткости происходит
в эпидермальных слоях



Результаты измерений



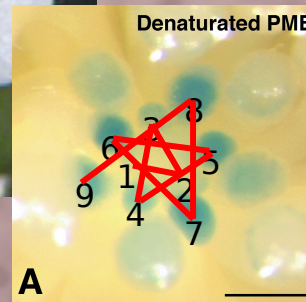
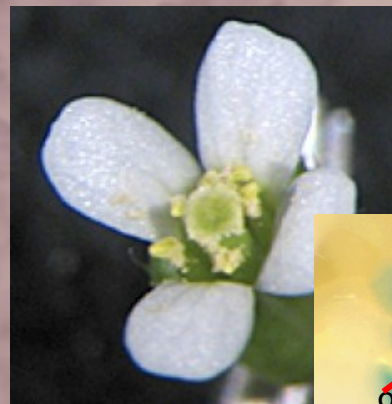
Механические свойства меристем

Ингибирование пектинметилэстеразы (PME)

Не формируются примордии чашелистиков и лепестков

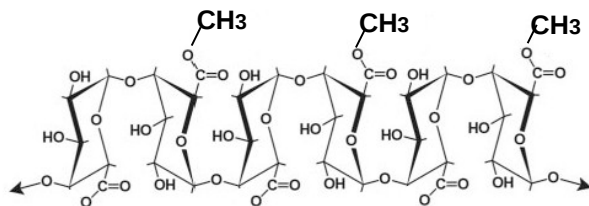
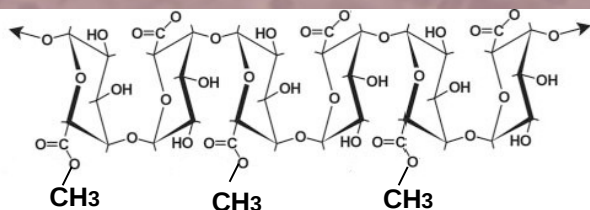


WT

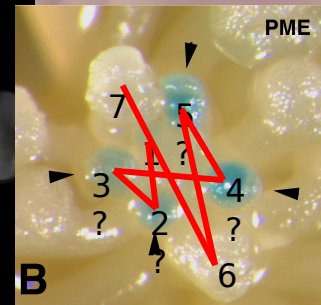
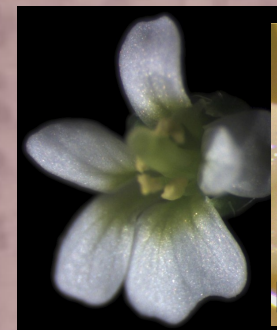


PMEI

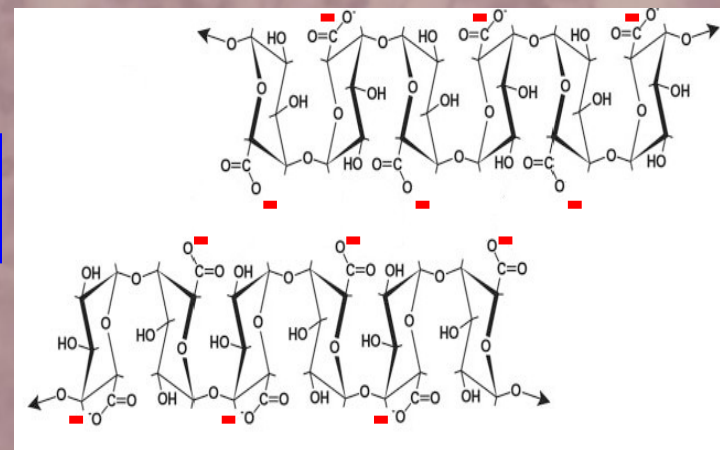
PME



Эктопическая активность пектинметилэстеразы

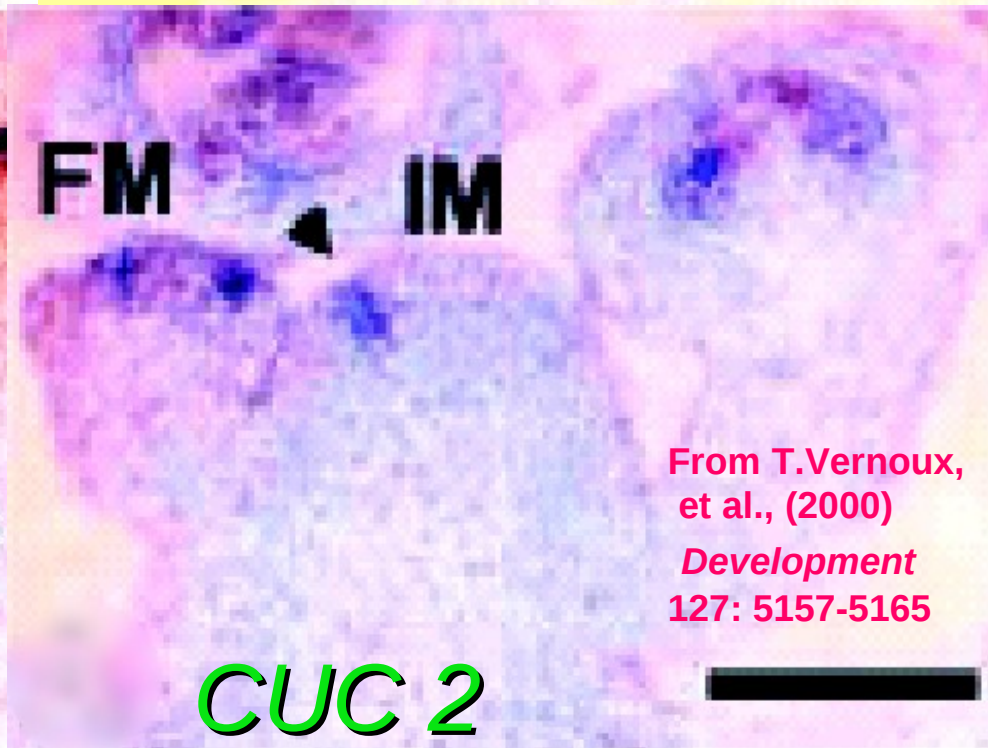
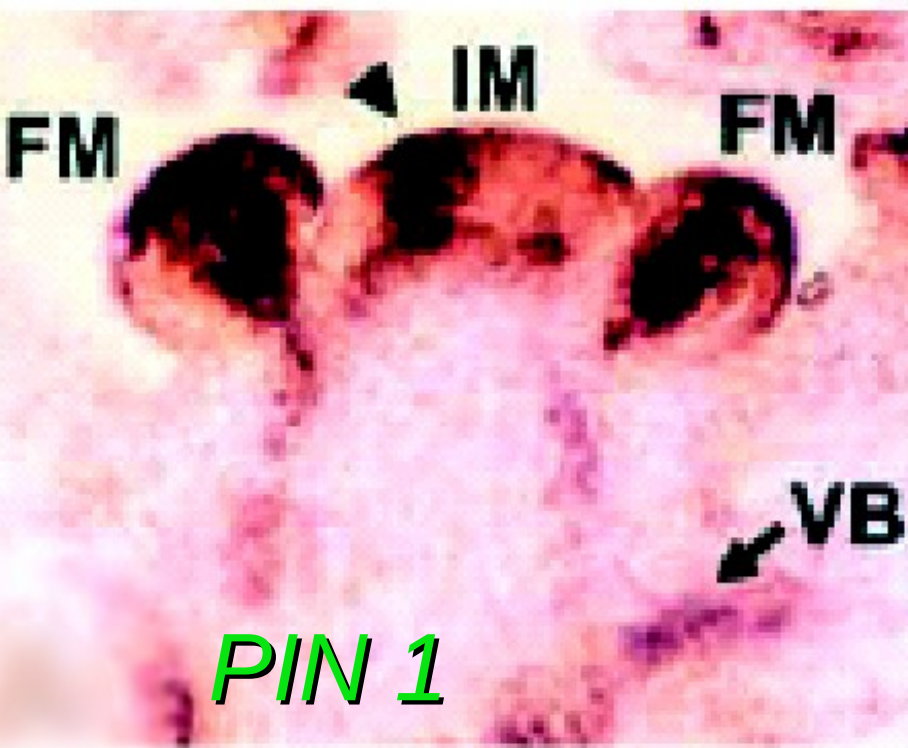
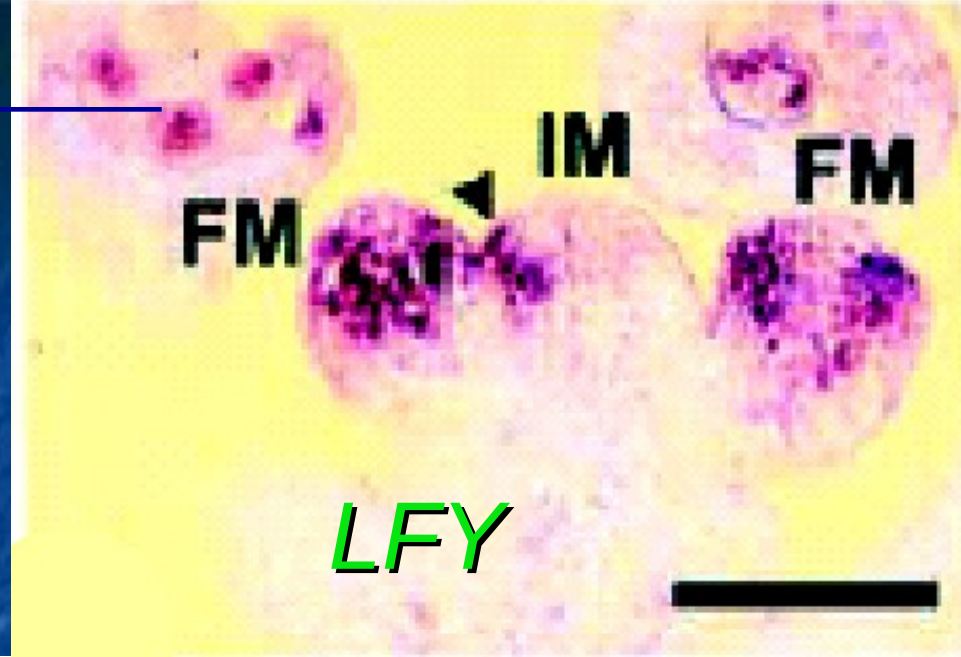


Эктопические лепестки и чашелистики



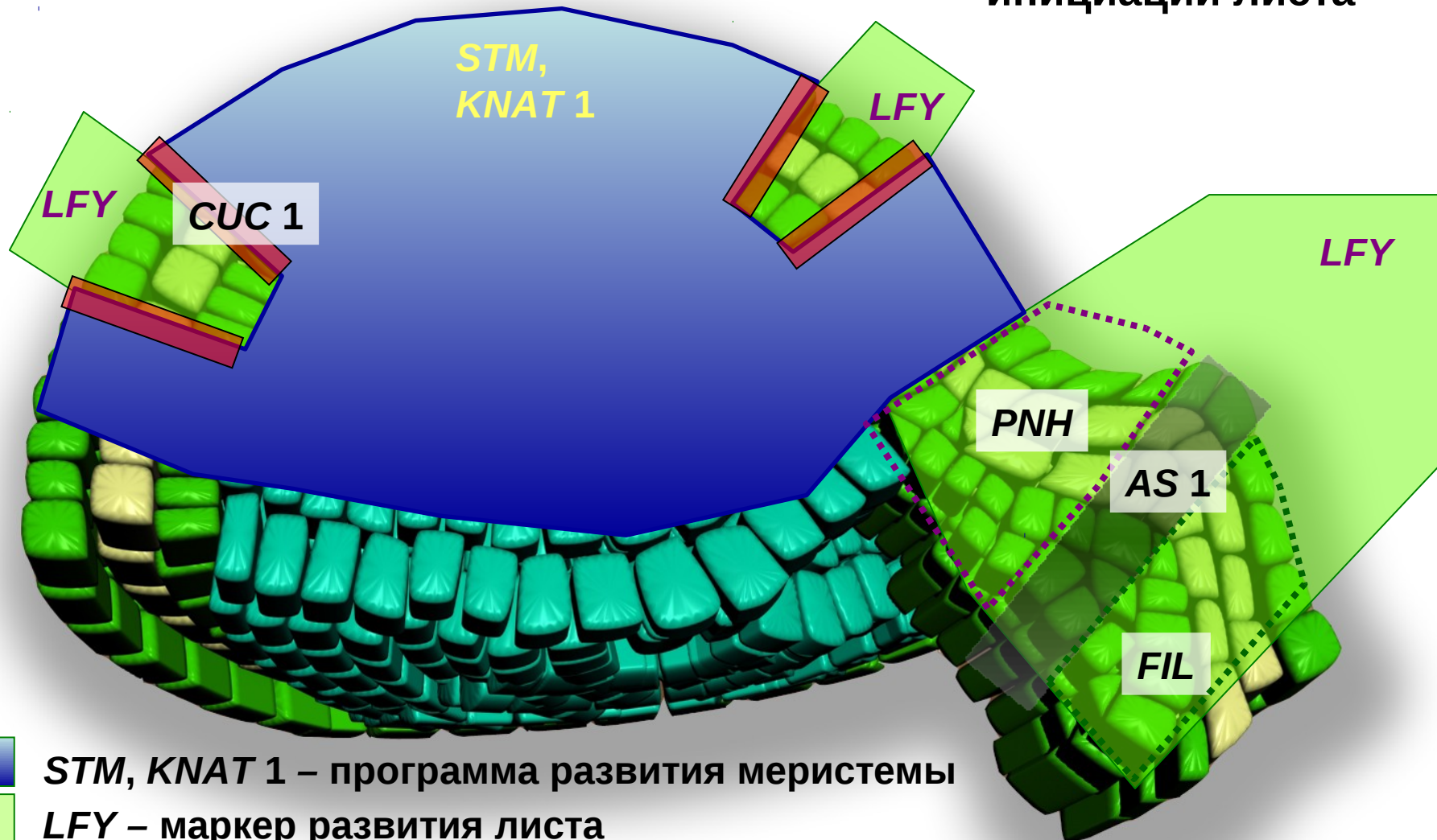
Из: Peaucelle et al., 2008

Экспрессия генов in situ



From T.Vernoux,
et al., (2000)

Development
127: 5157-5165



STM, KNAT 1 – программа развития меристемы

LFY – маркер развития листа

CUC 1; CUC 2; UFO – отграничение примордия

AS 1 – индукция маргинальной меристемы

PNH и др. гены – программа адаксиального развития

FIL и др. гены – программа абаксиального развития

KNOX (Knotted-like homeobox) гены, активирующиеся при развитии листа и форма листьев при их эктопической (смещенной) экспрессии



WUS



CLV3



***CUC1*
*CUC2***



***STM*
*KNAT1***



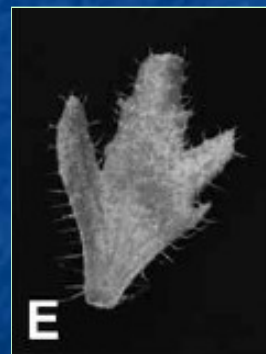
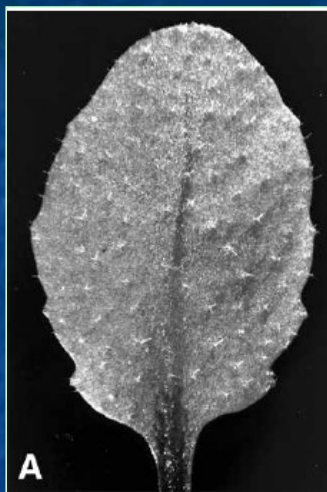
AS1



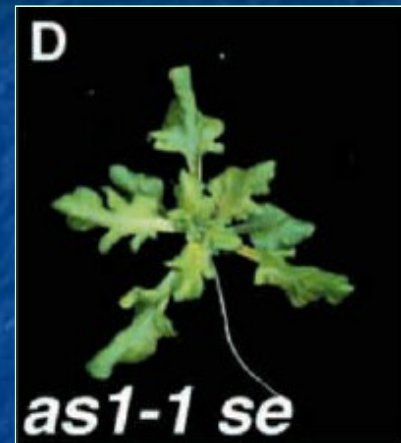
***FIL1*
YABBY
*KAN1***



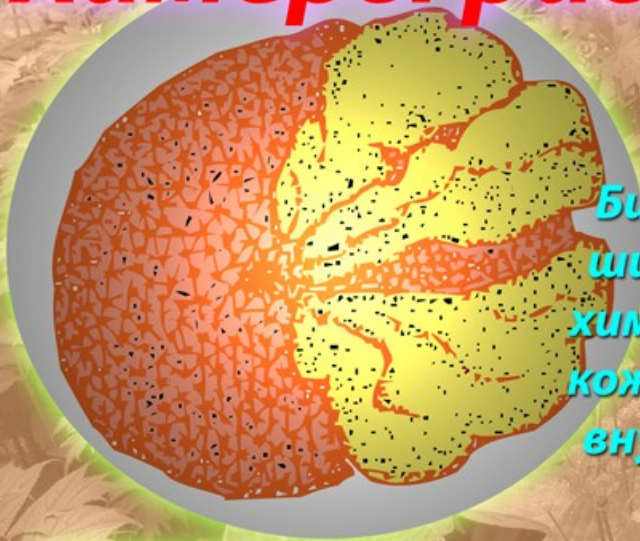
***PHB*
*PNH***



Форма розеточных листьев у мутантов по *KNOX* - генам



Химеры растений



Биззария - первое широко известное химерное растение: кожура померанца + внутренняя часть цитрона

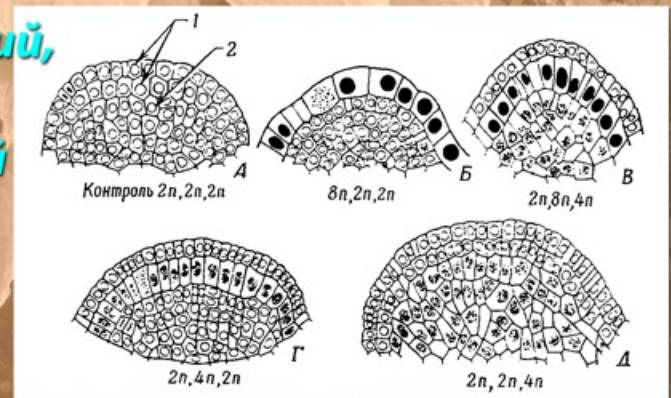


Н.П.Кренке - ученый, положивший начало исследованию растительных химер у нас в стране



Pelargonium zonale, вариегатная форма. Классический объект, для которого была разработана теория химер

Схема строения меристем химерных растений, полученных Еленой Сатиной



Образование листового примордия

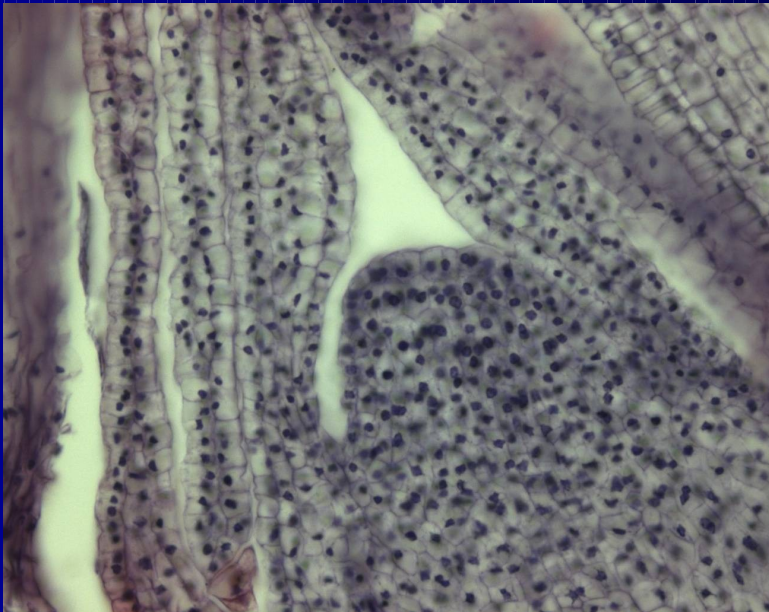
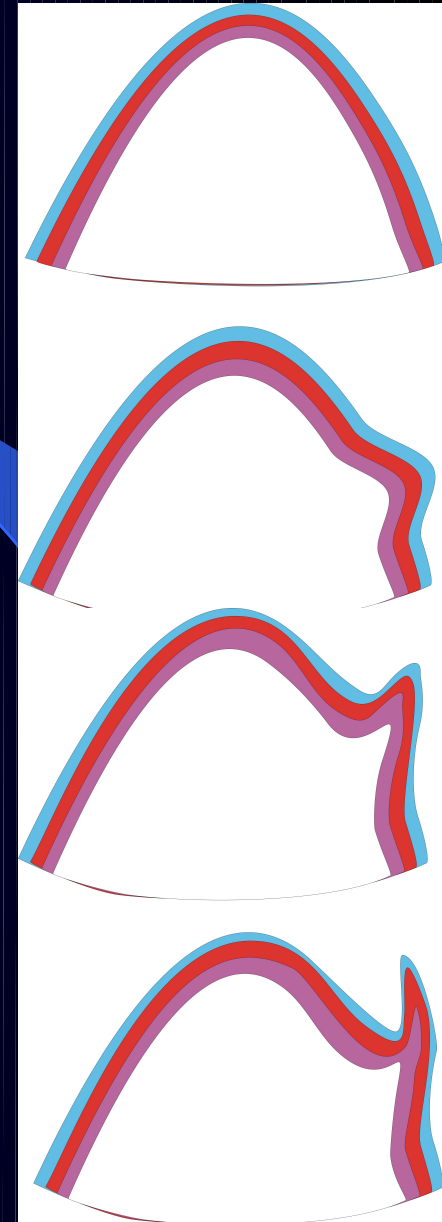
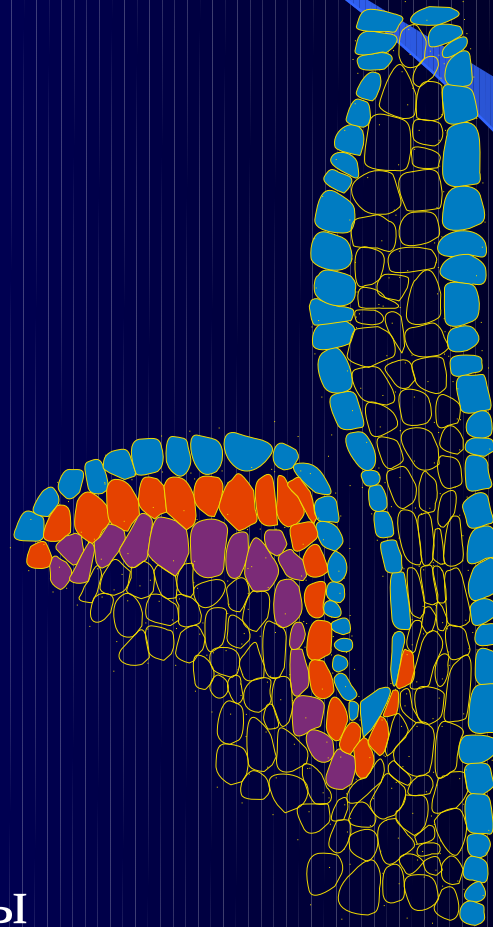


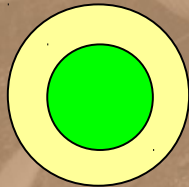
Фото меристемы



Химеры растений



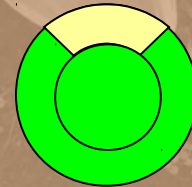
периклиальные



секториальные



мериклиальные



Химеры растений



Molinia coerulea 'Variegata'

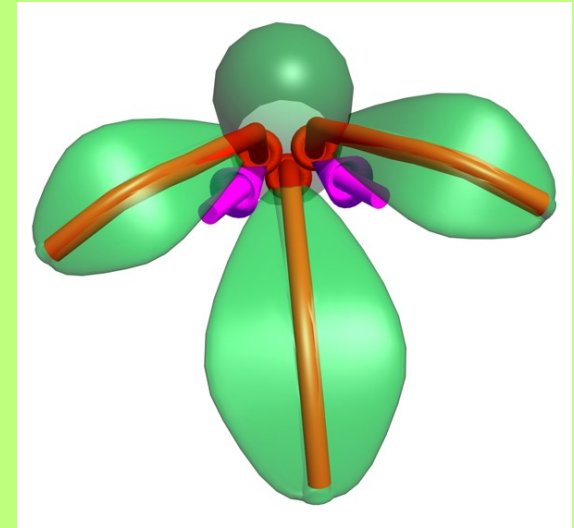
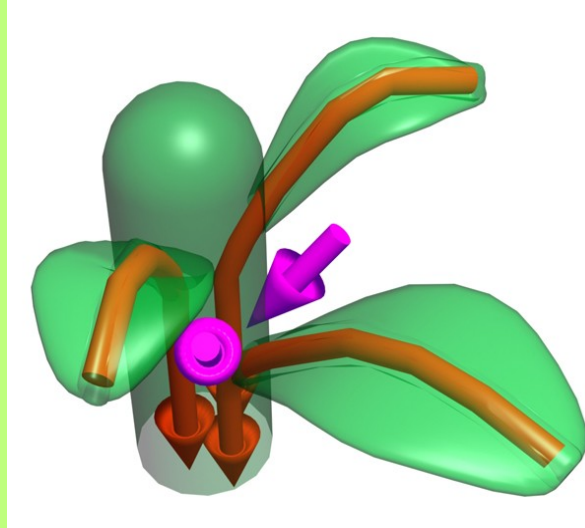
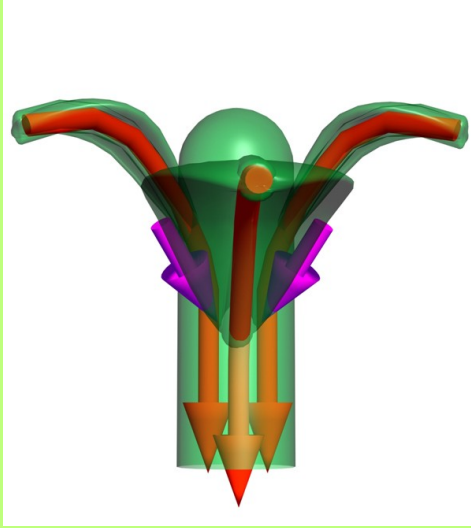


Phalaroides arundinacea
'Variegata'

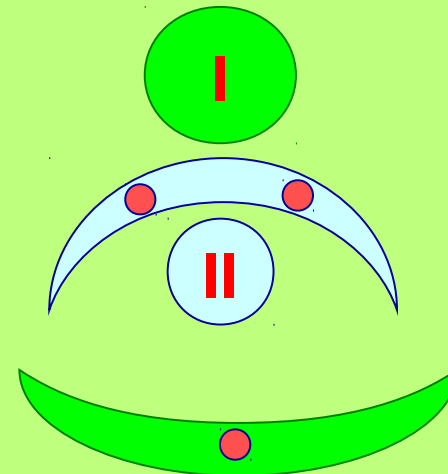
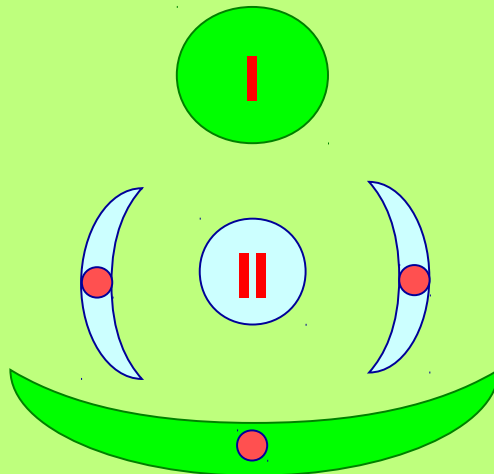


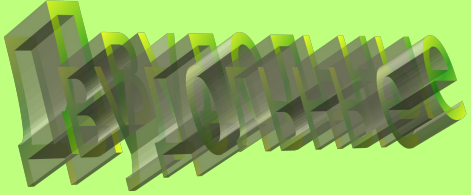
Соподчинение органотаксиса побегов

Предлистья как начальные точки
при создании позиционной информации для листовой серии

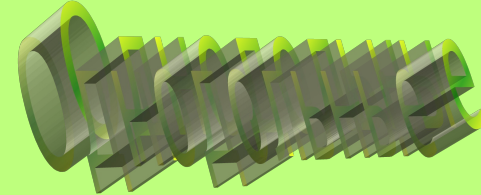


- ➡ Потоки ауксинов, начинающиеся в филломах главной оси
- ➡ Потоки ауксинов, начинающиеся в предлистьях боковой оси



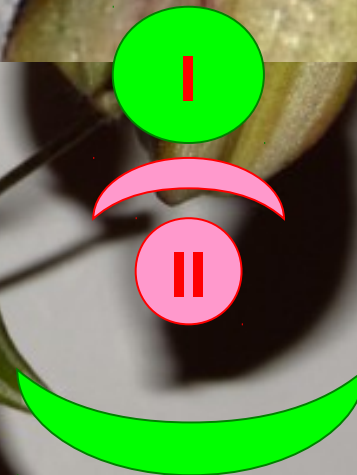
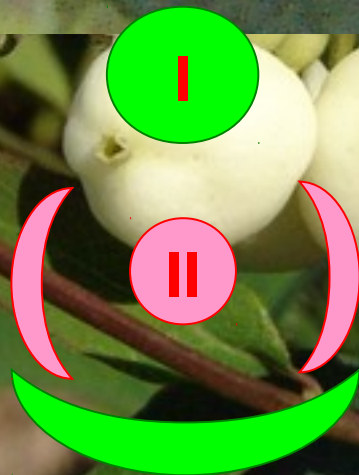
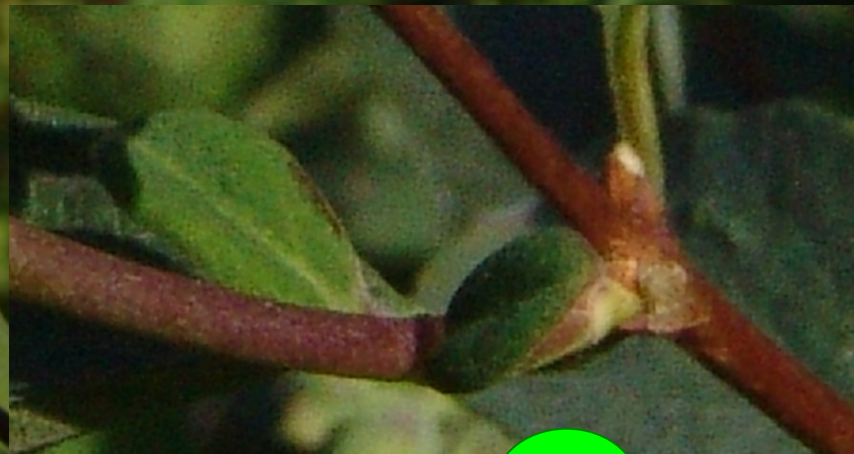


**Предлистья
как начало координат
в листовой серии**



Два трансверзальных

Один адоссированный



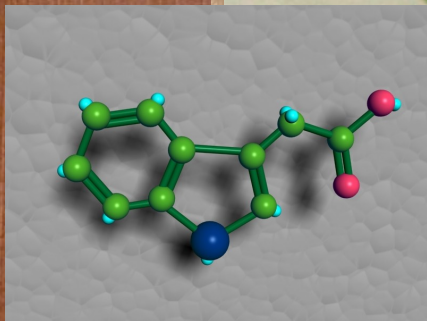
АУКСИНЫ

Роль ауксинов в развитии проводящей системы



АУКСИНЫ

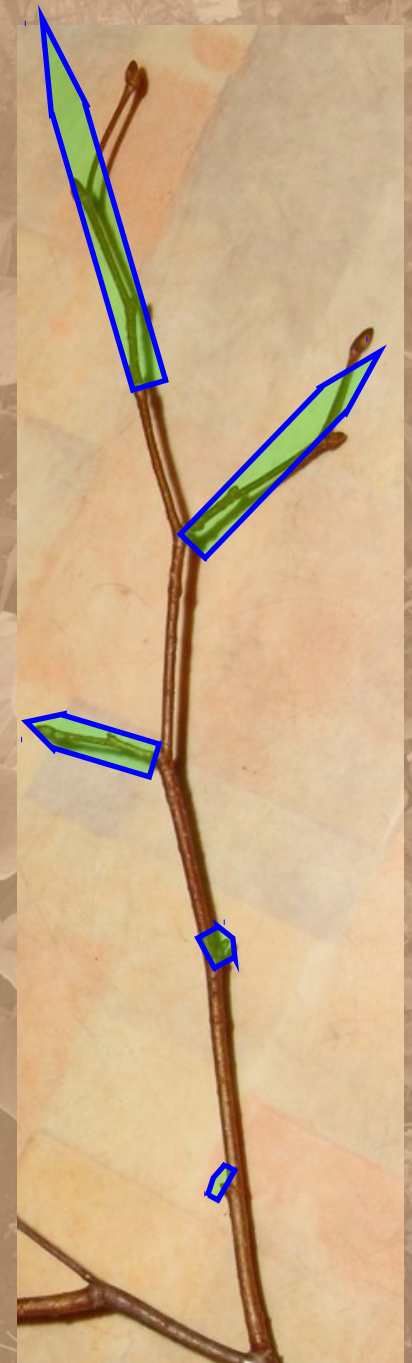
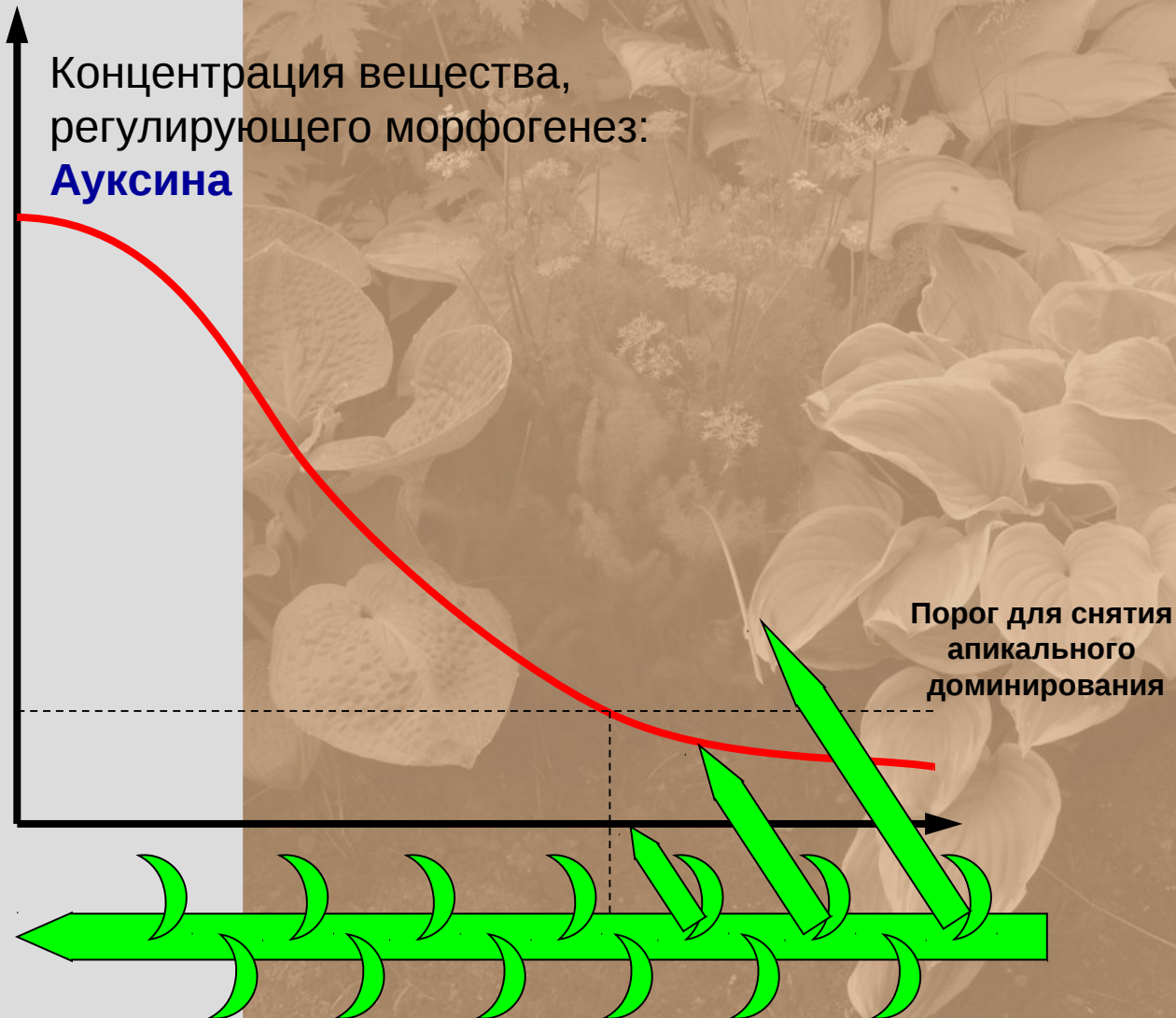
Апикальное доминирование



Понятие о позиционной информации

Модель трехцветного флага

(по Вольперт, 1971; 1982)



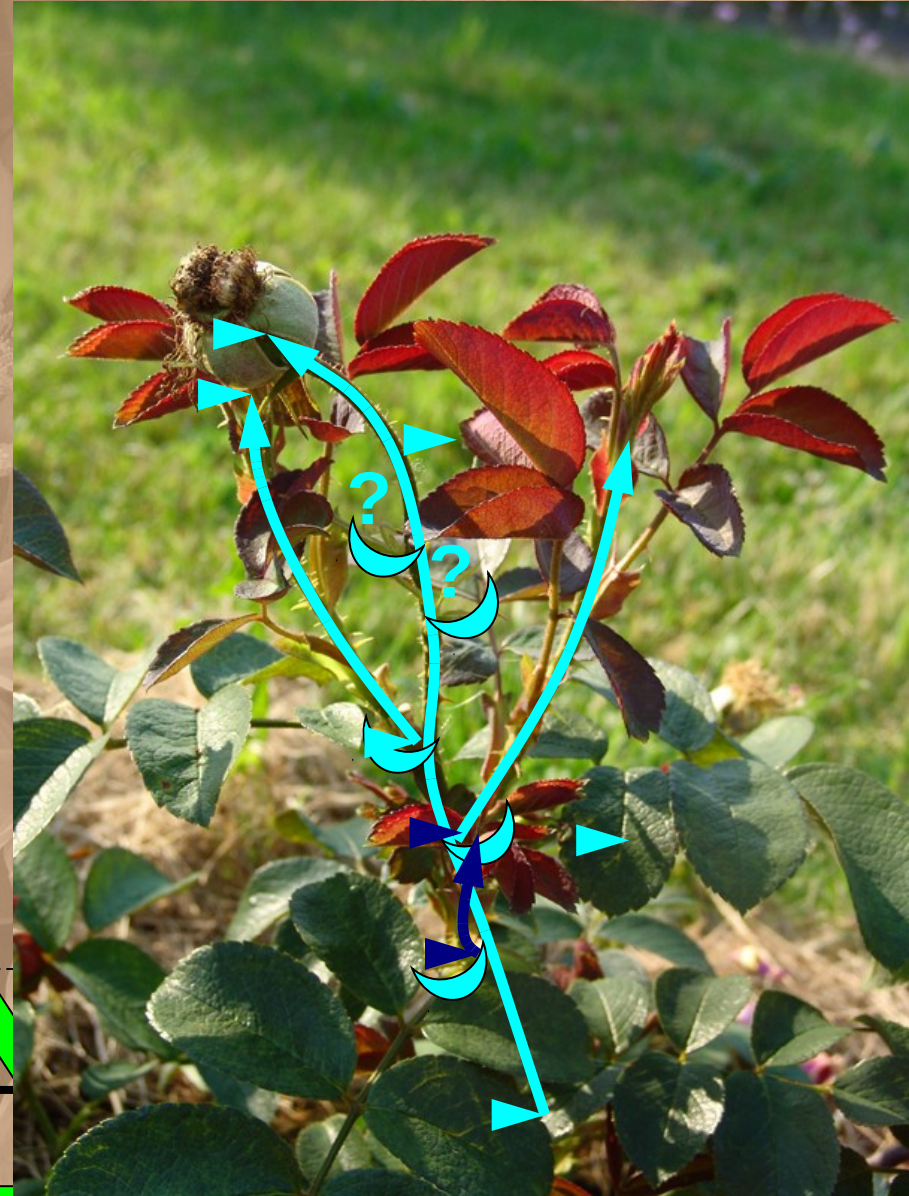
Понятие о позиционной информации

Модель трехцветного флага

(по Вольперт, 1971; 1982)

Концентрация вещества,
регулирующего морфогенез:

Ауксина

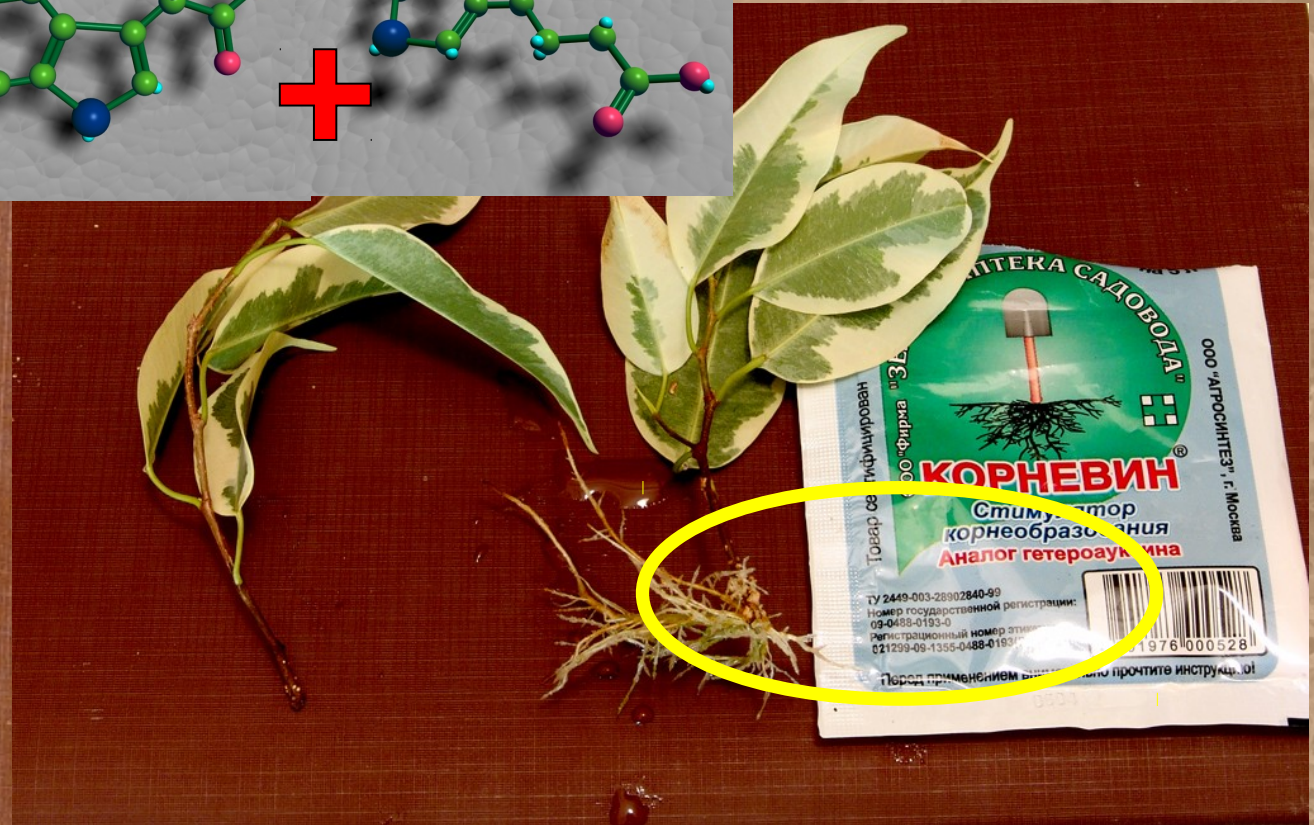
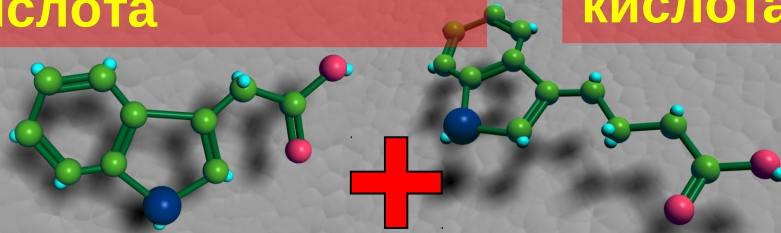


АУКСИНЫ

Закладка новых корней (Ризогенез)

Индолилуксусная
кислота

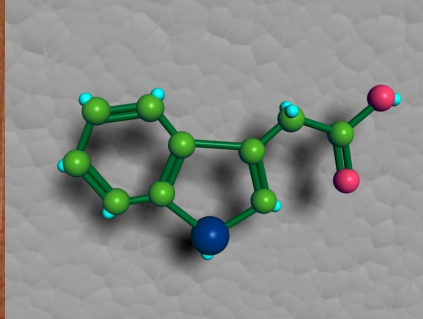
Индолилмасляная
кислота



Гетероауксин – промышленный препарат смеси индольных соединений с ауксиновой активностью

АУКСИНЫ

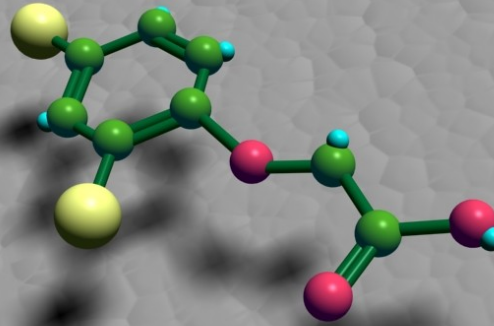
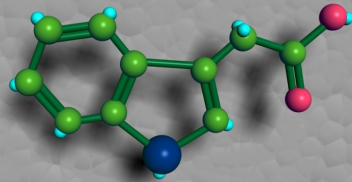
Стимуляция роста плодов



АУКСИНЫ

Гербицидное действие ауксинов

Индолилуксусная
кислота



2,4-Дихлорфеноксиуксусная
кислота

контроль

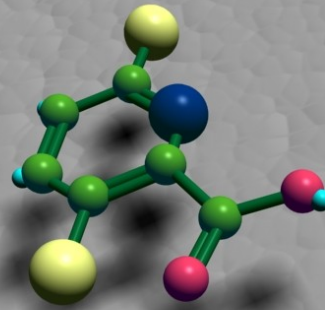
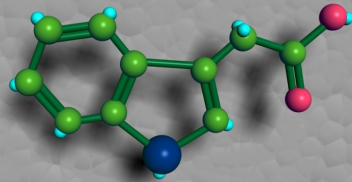
2,4-Д



АУКСИНЫ

Гербицидное действие ауксинов

Индолилуксусная
кислота



2,4-Дихлорфеноксиуксусная
кислота

2,4,5-Трихлорфеноксиуксусная
кислота

Гербицид «Дикамба»

Гербицид
«Клопиралид»



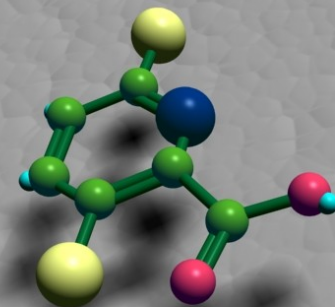
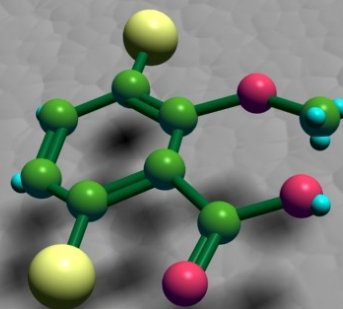
АУКСИНЫ



Использование гербицидов



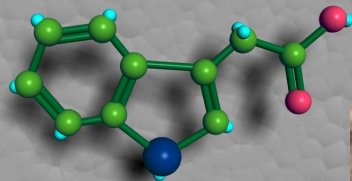
Гербицид «Дикамба»



Гербицид «Клопиралид»

АУКСИНЫ

Индолилуксусная
кислота



Гербицидное действие ауксинов

Экологическая война США
против Вьетнама: обработка
полей и лесов дефолиантом
'Agent Orange' на основе 2,4-D



1. Длительное накопление в почве.
2. Попадание в пищу (действие на кожу, гепатотоксин, мутаген).
3. Смыв реками в море, загрязнение рыбы и морепродуктов

АУКСИНЫ

Доказать, что раздражителем служит сила тяжести, можно с помощью клиностата.

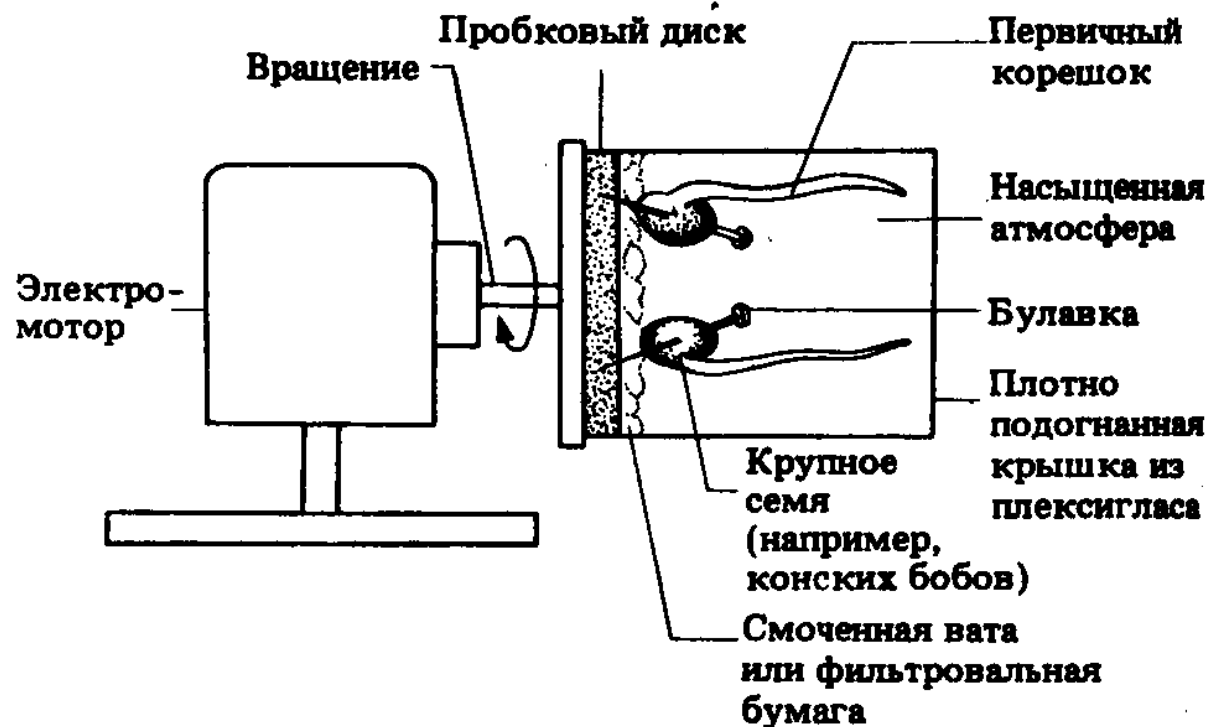
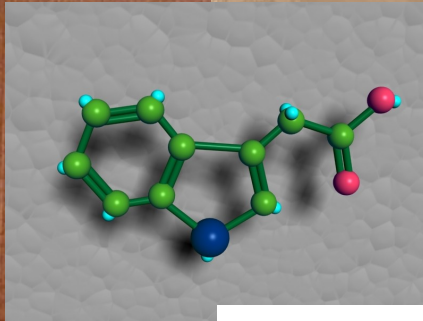
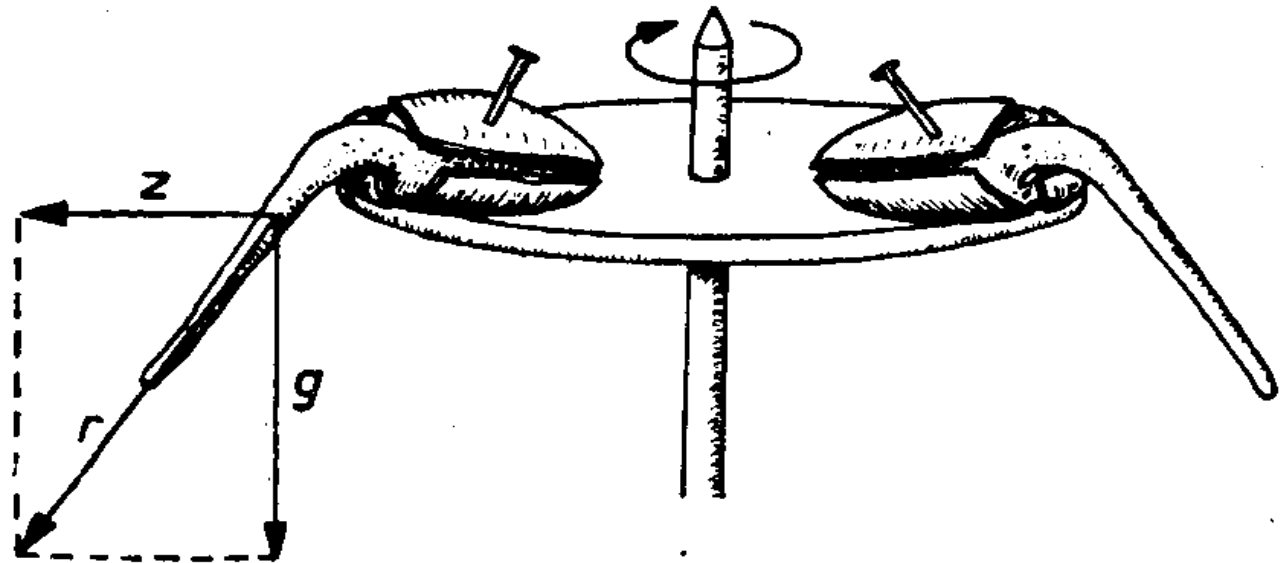
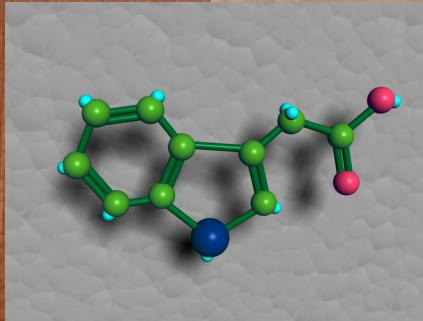


Рис. 15.12. Клиностат с проросшими конскими бобами после нескольких дней их роста при вращении.

АУКСИНЫ

Центрифужное ускорение влияет на растение также, как ускорение силы тяжести.



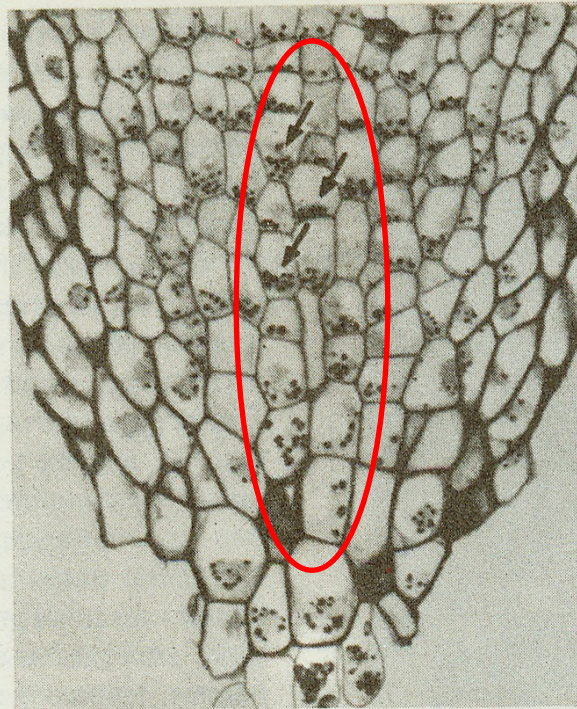
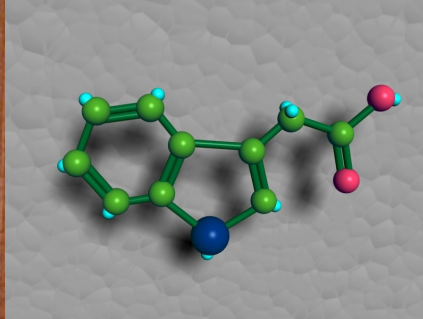
Справедливость закона равнодействующей при геотропической реакции корней проростка *Vicia sativa*.

z — центрифужное ускорение, g — ускорение силы тяжести, r — равнодействующая (=направление роста).



АУКСИНЫ

Микрофотография клеток корневого чехлика



А

100 мкм



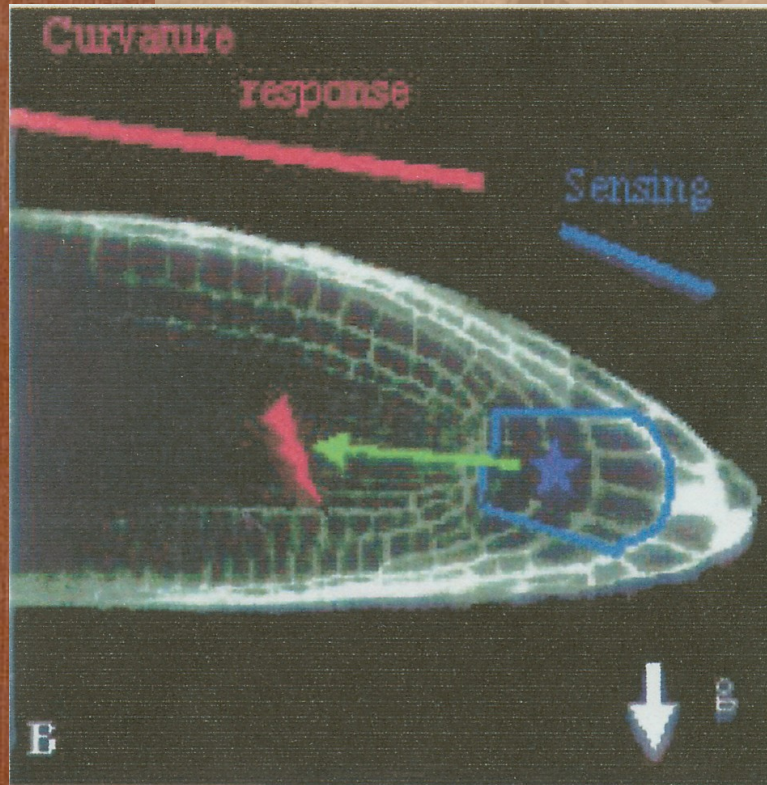
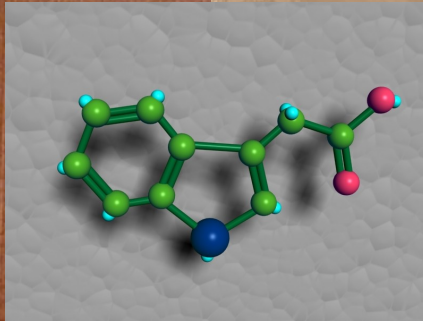
Б

5 мкм

АУКСИНЫ

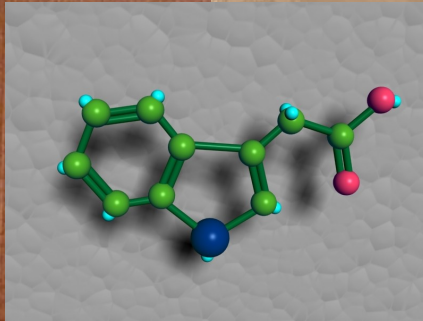
В ответ на геоиндукцию
в корне происходят
следующие процессы:

- **рецепция** силы тяжести (корневой чехлик)
- **трансдукция** механического сигнала в физиологический и распространение его к зоне ответа (к EZ)
- **ответ** на сигнал, включающий изгибание корня за счет неравномерного растяжения клеток на верхней и нижней стороне DEZ

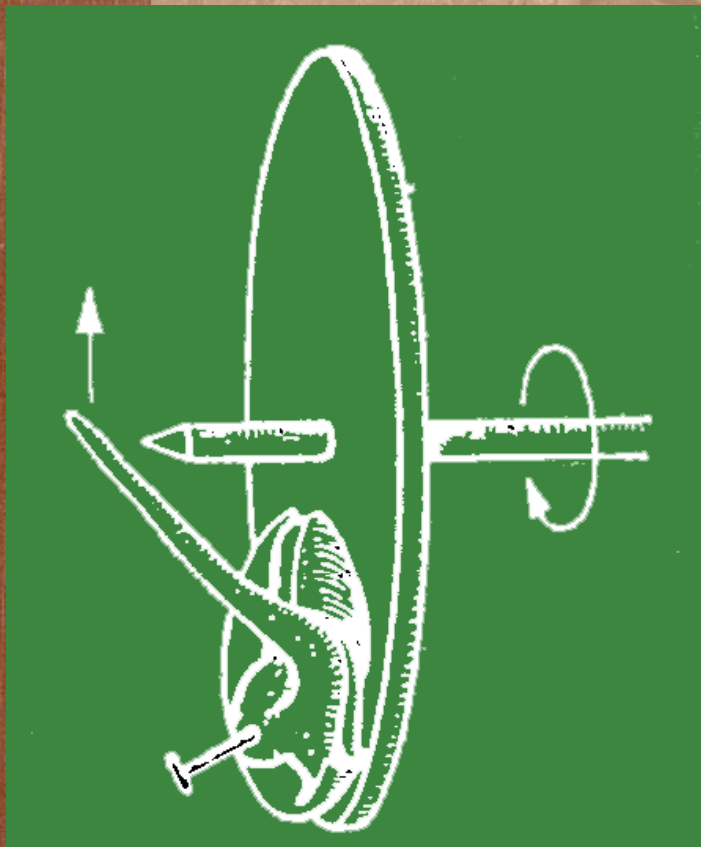


АУКСИНЫ

Кончик корня как место восприятия геотропического раздражения

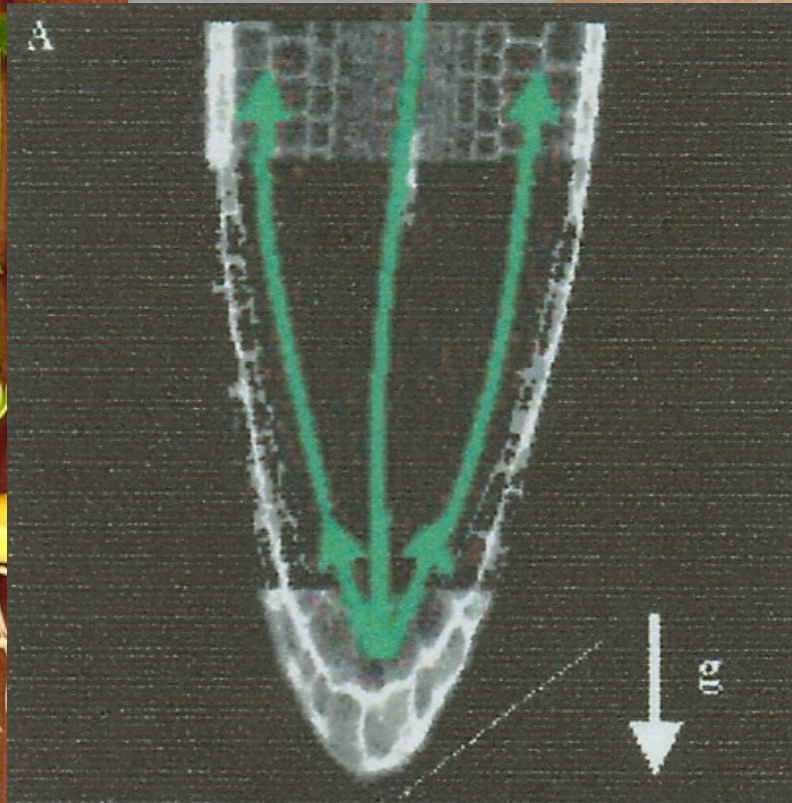
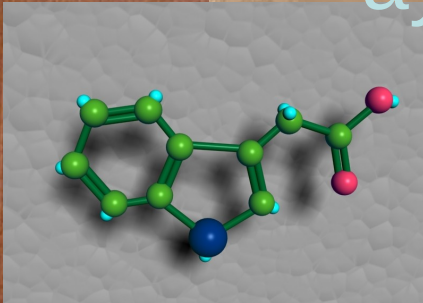


Корень *Vicia faba* укрепляют на центрифуге так, чтобы центрифужное ускорение воздействовало на кончик и основание корня в противоположных направлениях. Результат: корень изгибается в направлении, показанном стрелкой, т.е. геоиндукции, полученной кончиком.

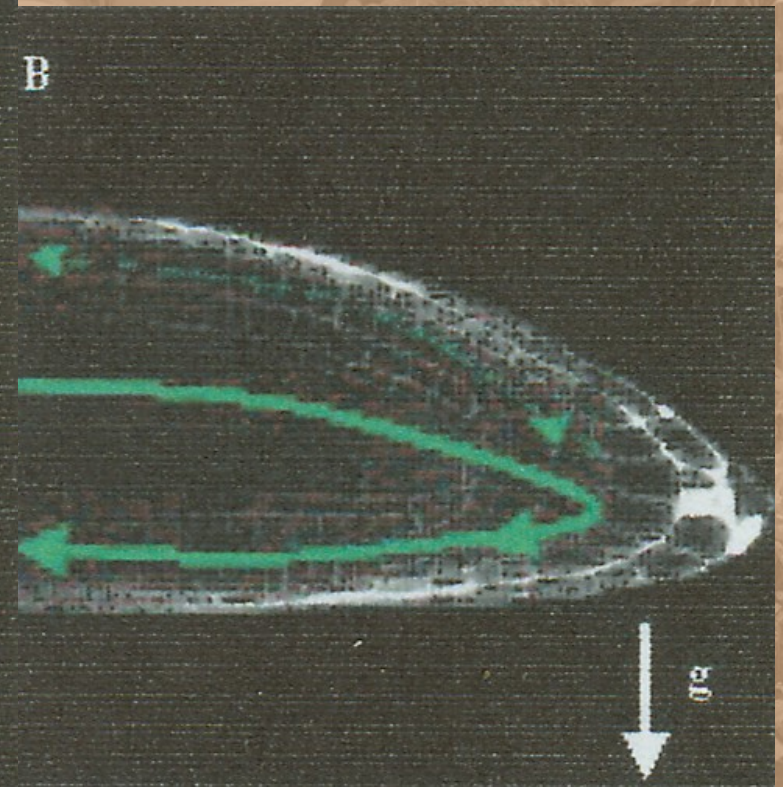


АУКСИНЫ

Модель транспорта ауксина в кончике корня ("fountain" model)



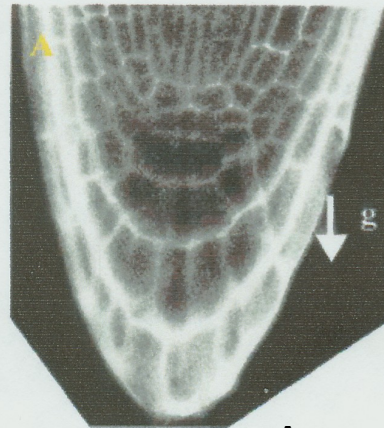
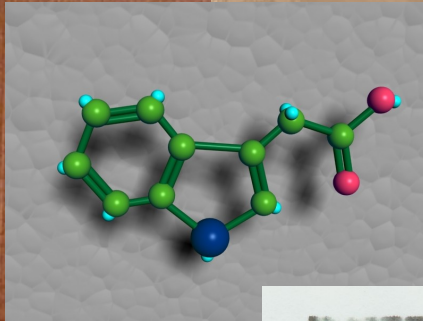
А. до геоиндукции



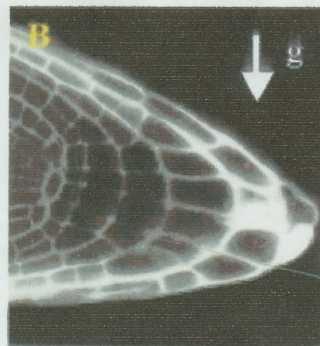
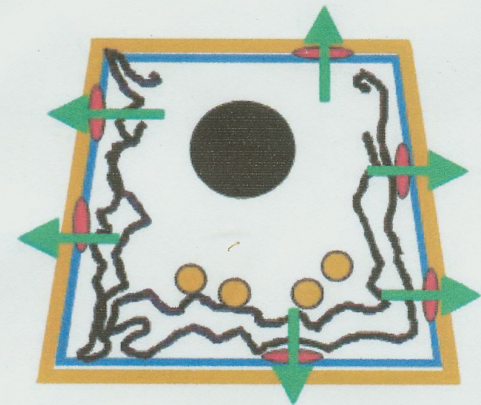
В. после геоиндукции

Ауксины

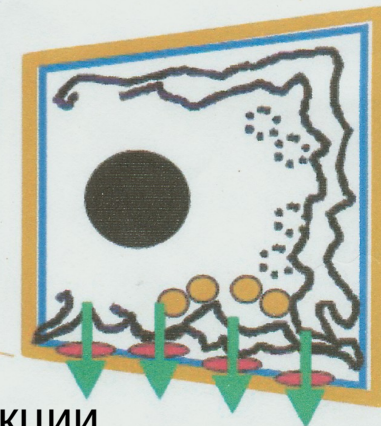
Перераспределение выносящих ауксин переносчиков под действием геоиндукции



А. до геоиндукции

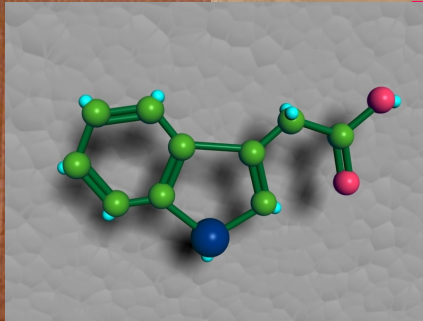


В. после геоиндукции

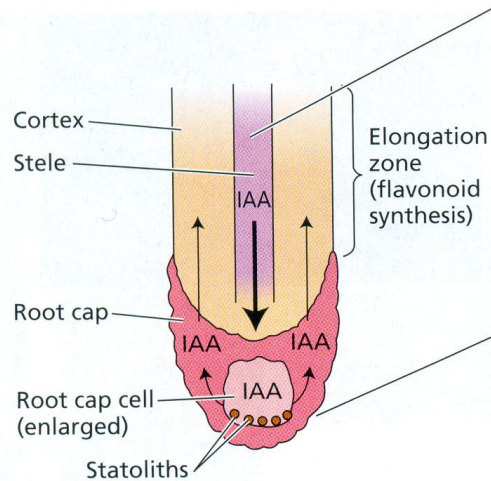


АУКСИНЫ

Распределение ауксинов при гравитропизме.



(A) Vertical orientation



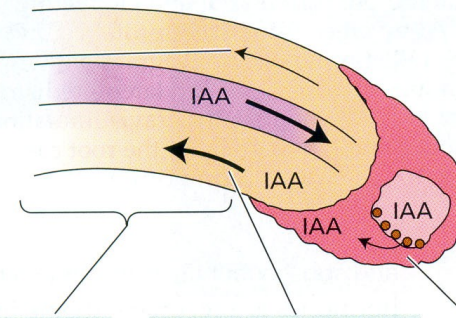
1. IAA is synthesized in the shoot and transported to the root in the stele.

2. When the root is vertical, the statoliths in the cap settle to the basal ends of the cells. Auxin transported acropetally in the root via the stele is distributed equally on all sides of the root cap. The IAA is then transported basipetally within the cortex to the elongation zone, where it regulates cell elongation.

(B) Horizontal orientation

6. The decreased auxin concentration on the upper side stimulates the upper side to grow. As a result, the root bends down.

5. The high concentration of auxin on the lower side of the root inhibits growth.



4. The majority of the auxin in the cap is then transported basipetally in the cortex on the lower side of the root.

3. In a horizontal root the statoliths settle to the side of the cap cells, triggering polar transport of IAA to the lower side of the cap.