



- Световая регуляция
- физиологических процессов
- у растений





КОСМИЧЕСКИЕ ОРАНЖЕРЕИ



Космическая оранжерея
«Фитоцикл СД»



Наземный экспериментальный
комплекс программы «Марс-500»

Фоторецепция у растений



? фототропины

УФ-В

УФ-А

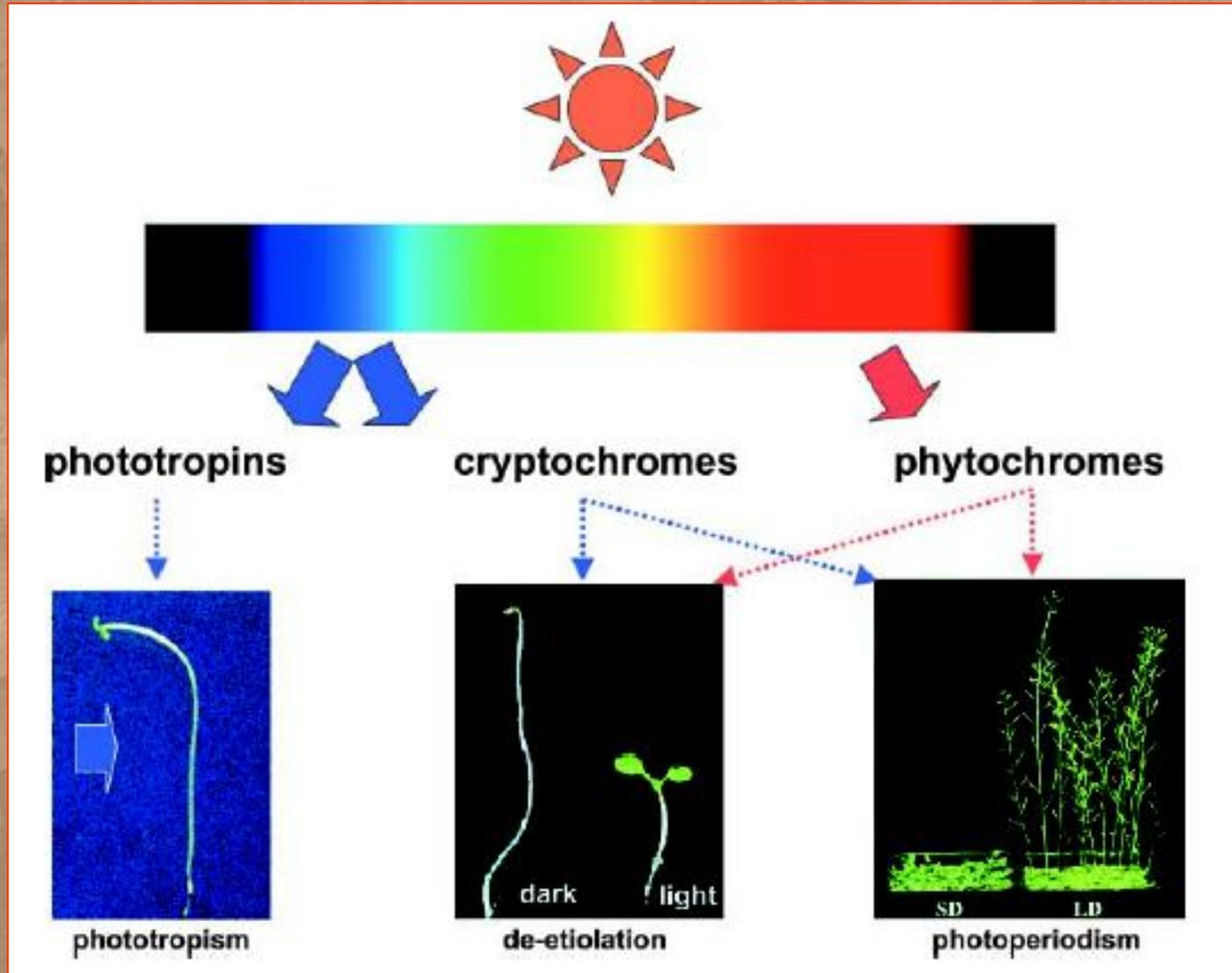
криптохромы

синий

фитохромы

красный и
дальний
красный

Фоторецепция у растений



Рост и развитие растений

Взаимодействие растений с факторами внешней среды:

Фотоморфогенез

Фотоморфогенез

Прорастание
семян

Фотопериодизм

Индукция
цветения

Де-этиоляция

Фотодвижения

Избегание
тени

Фоторецепторы отвечают за многое...

Реакция фототропизма

Движение хлоропластов

Циркадные ритмы:

открытие устьиц

«сонные» движения листьев при переходе

«ко дню»

Деэтиоляцию у проростков

Торможение роста побега растяжением

Раскрытие семядолей

Формирование листьев

Синтез хлорофилла

Синтез каротиноидов

Синтез белков ССК

Синтез Рубиско

Синтез флавоноидов и антоцианов

Система криптохрома
включена в регуляцию цветения

Светозависимое прорастание семян

- Мелкие семена, содержащие мало питательных веществ, не могут долгое время обеспечивать молодое растение. Их прорастание регулируется фитохромом.
- Крупные семена могут долго обеспечивать гетеротрофное существование проростка. Их прорастание, обычно не зависит от освещенности.



Lactuca sativa



■ Темнота

■ ДК

■ К-ДК

■ К-ДК-К-ДК

■ и т.д.

■ К

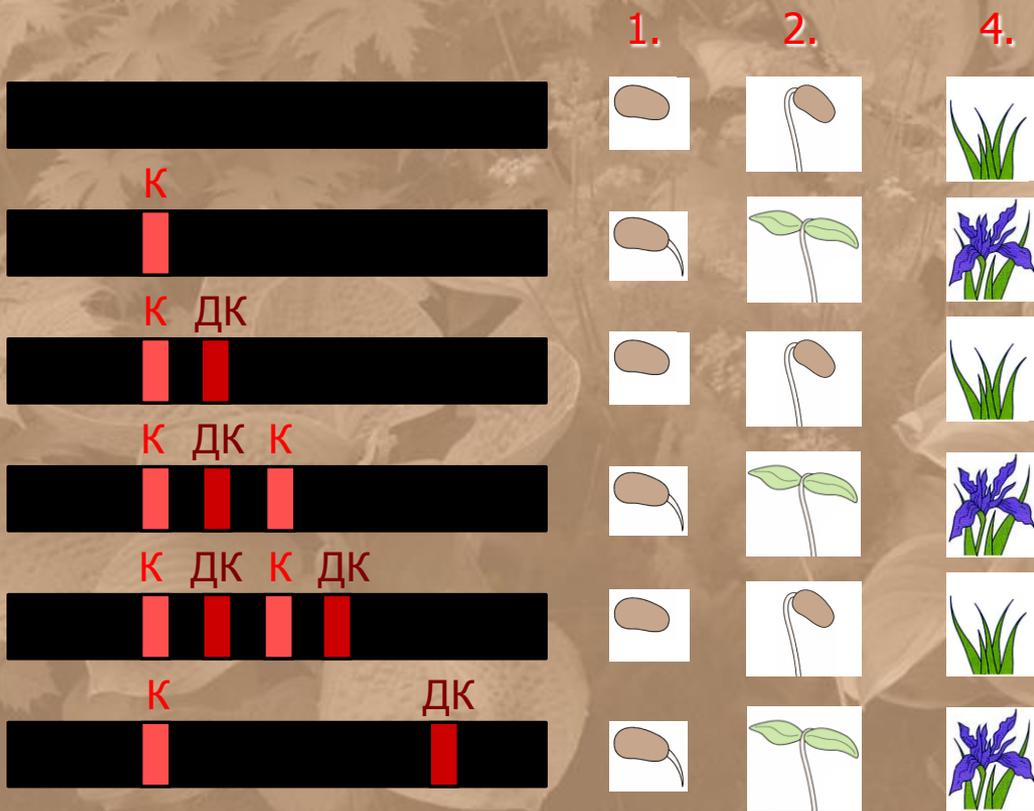
■ К-ДК-К

■ ДК-К-ДК-К

■ К-ДК-К-ДК-К

■ и т.д.

Фитохром — рецептор красного света

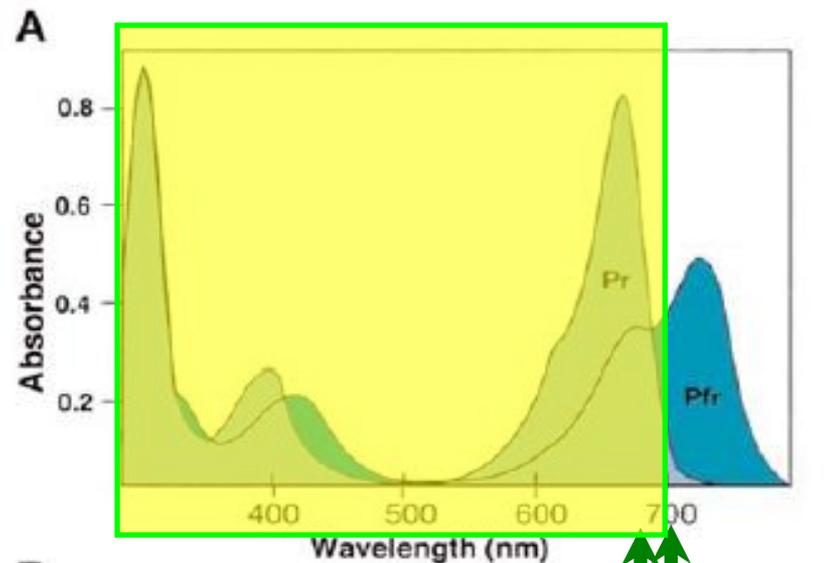
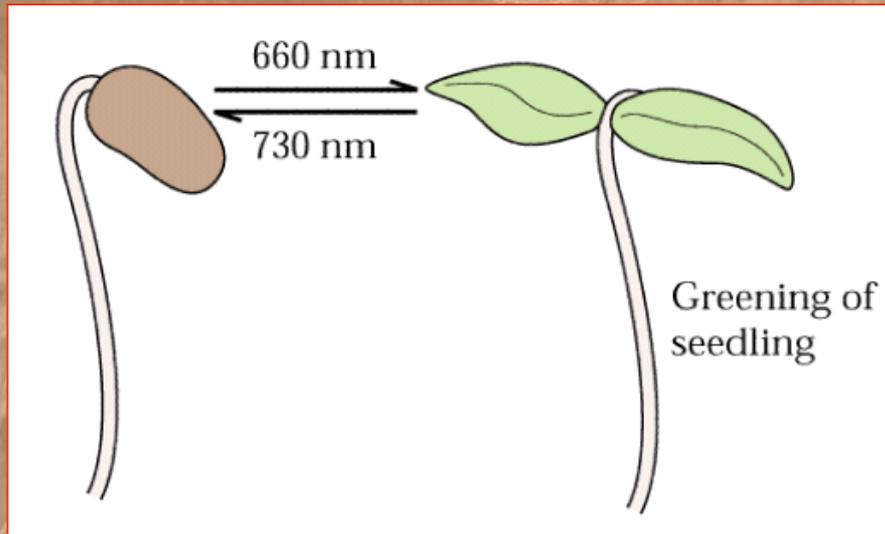
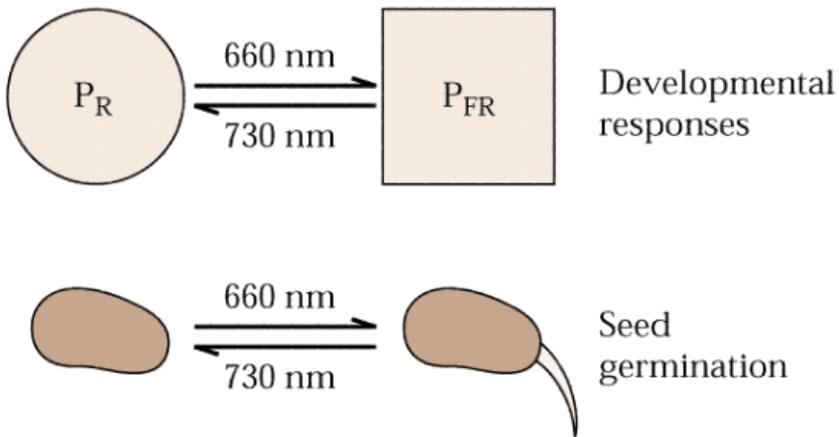


от греч. фитó — растение и
хρῶμα — краситель, пигмент.

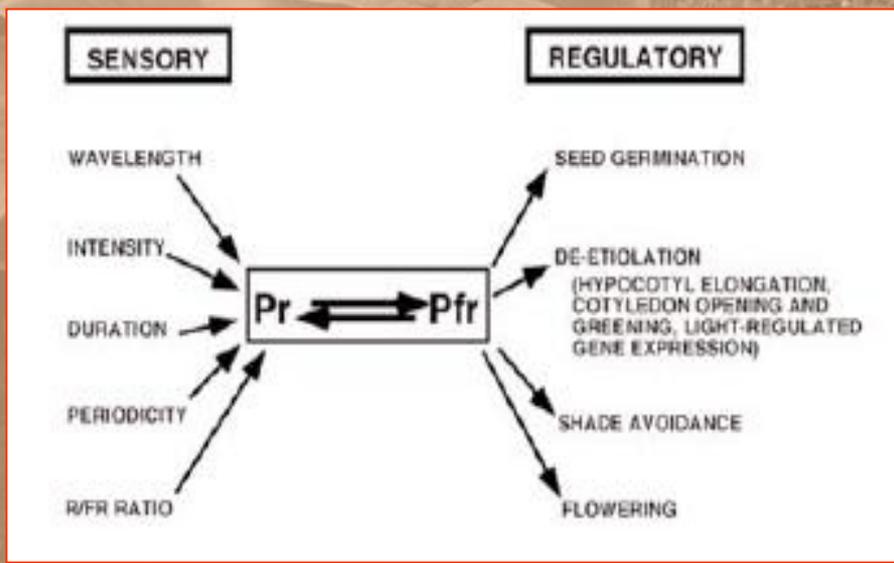
- 1. прорастание семян**
(с XIX в., Borthwick, Hendriks (1950-е))
- 2. деэтиоляция**
(ингибирование удлинения гипо-/эпикотиля, раскрытие семядолей, синтез хлорофилла, антоцианов, развитие хлоропластов)
- 3. избегание тени**
- 4. переход к цветению**
(Garner, Allard (1920-е), Flint, MacAlister(1935))

Принцип работы фитохромной системы

(D) Phytochrome activities



680 700



Фотоконверсия фитохрома — *cis-trans* изомеризация под действием света

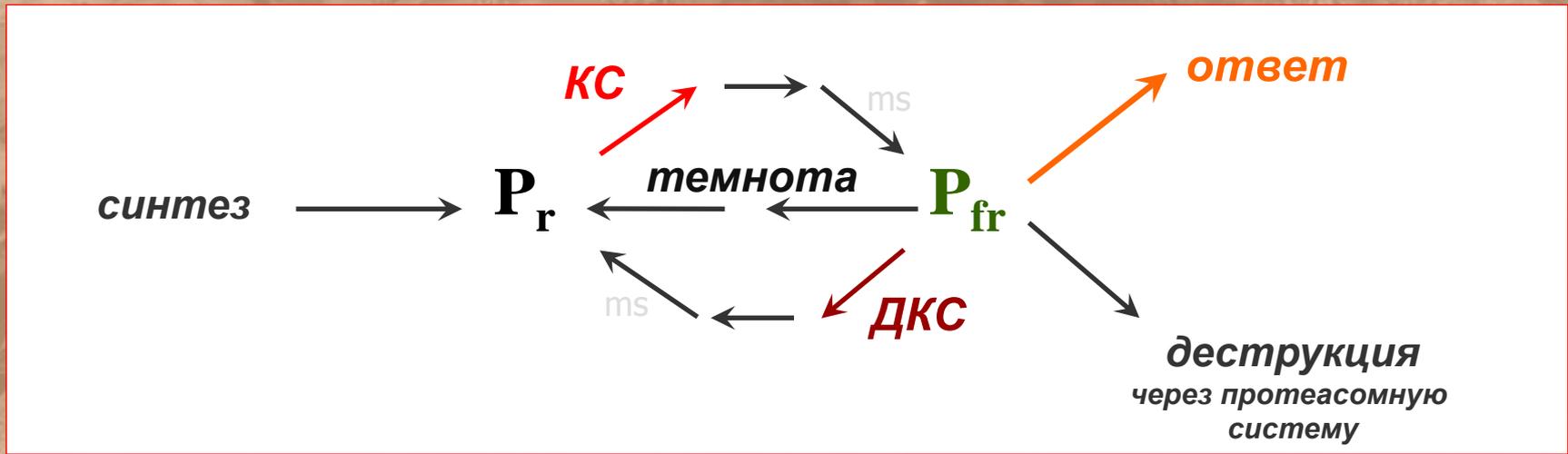


схема изменения конформации хромофора

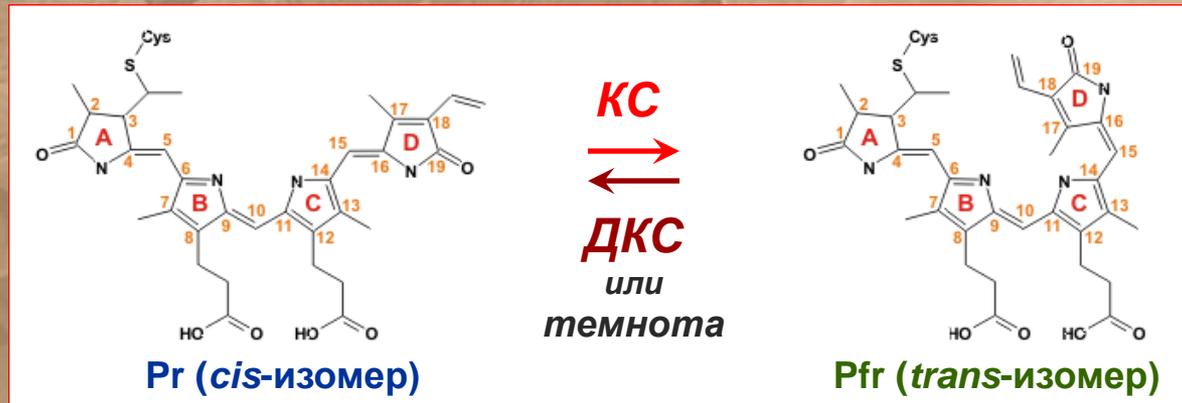
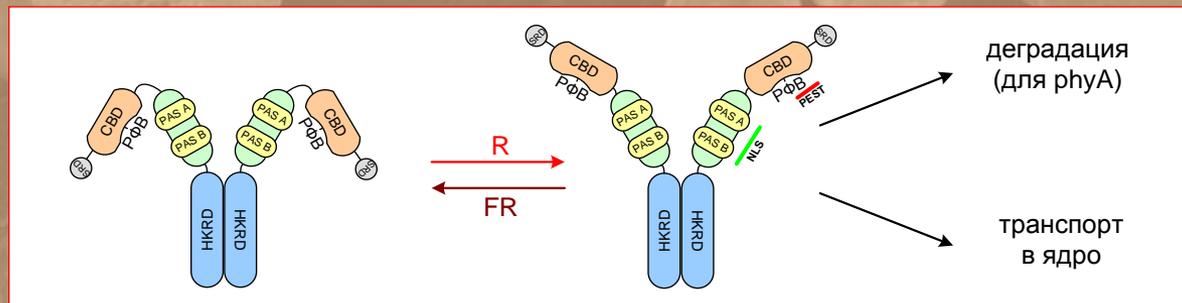
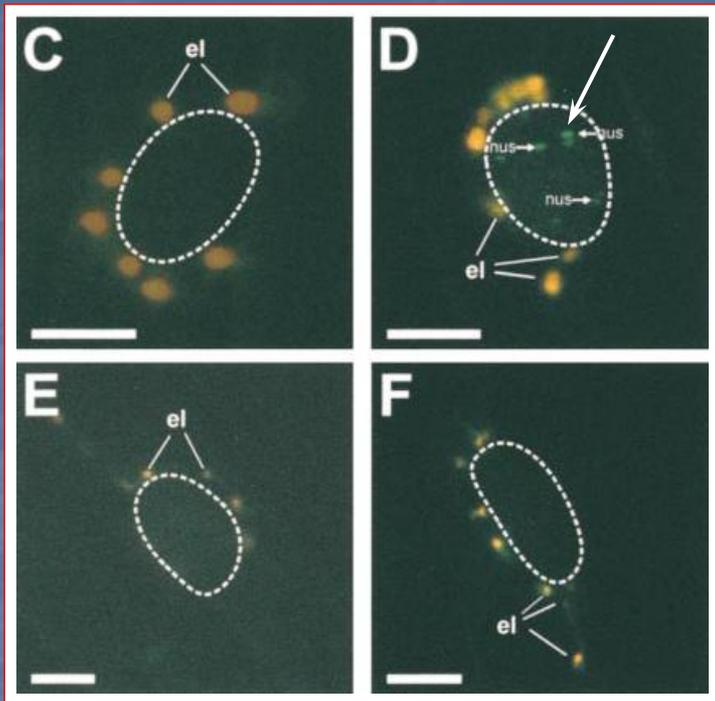


схема изменения конформации апопротеина



Пути передачи сигнала от фитохрома: светозависимый транспорт в ядро



К/ДК-обратимый транспорт **phyB**-GFP в ядро (этиолированные гипокотили табака).

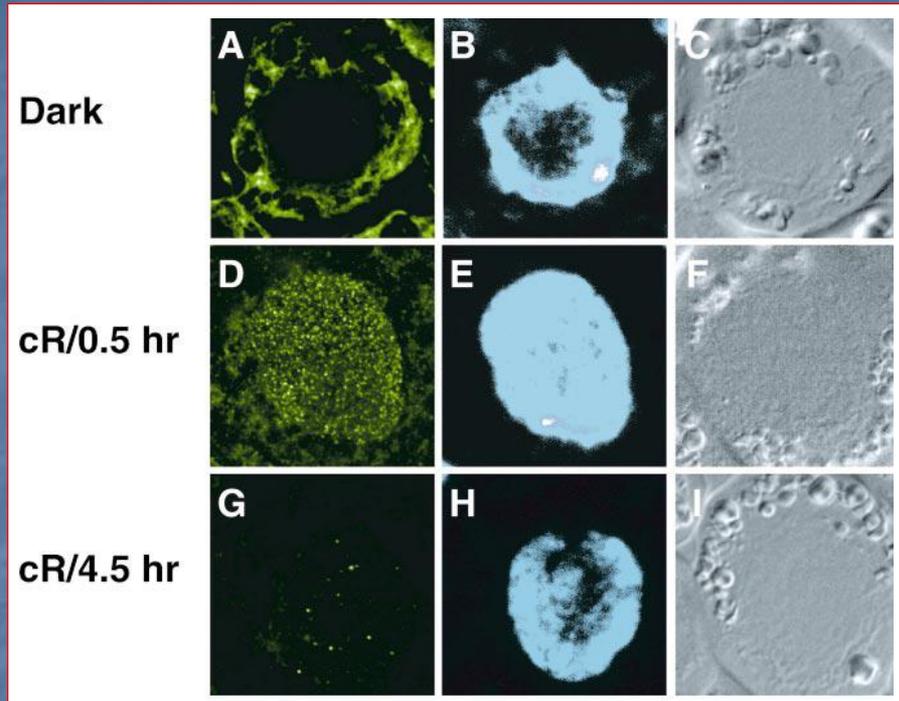
el – этиопласты; пунктиром обведено ядро

C – в темноте

D – после импульсов КС

E – после импульса ДКС

F – после импульса КС, а затем импульса ДКС



Транспорт **phyA** (мечен зелёными АТ) в ядро (голубое) и деструкция на постоянном КС (сR)

(этиолированные гипокотили гороха).

A – phyA в цитозоле

D – phyA транспортировался в ядро

G – phyA деструктировал

Пути передачи сигнала от фитохрома: цитозольная (быстрая) и ядерная (медленная) ветви сигналинга

HY5 – транскр. фактор, индуцирующий экспрессию свето-зависимых генов

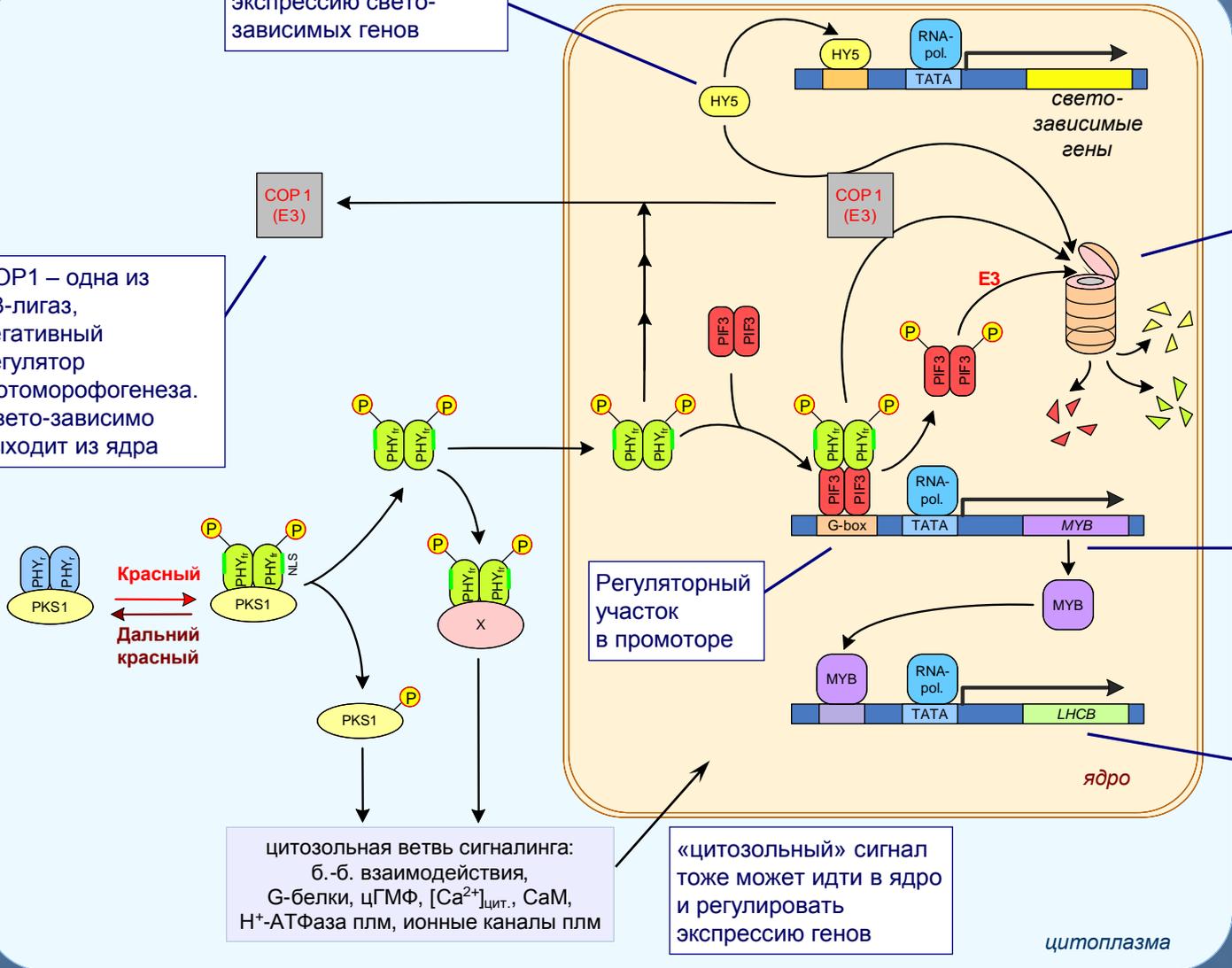
phyA регулирует ~10% генов *Arabidopsis*

COP1 – одна из E3-лигаз, негативный регулятор фотоморфогенеза. Свето-зависимо выходит из ядра

Убиквитинированные E3-лигазами белки деградируют через протеасому

фитохром-зависимо через PIF3 регулируются (активируются/репрессируются) ~2500 генов *Arabidopsis*, в т.ч. гены многих транскр. ф-ров

Ген-мишень (в данном случае – субъединица светособирающего комплекса ФСII)

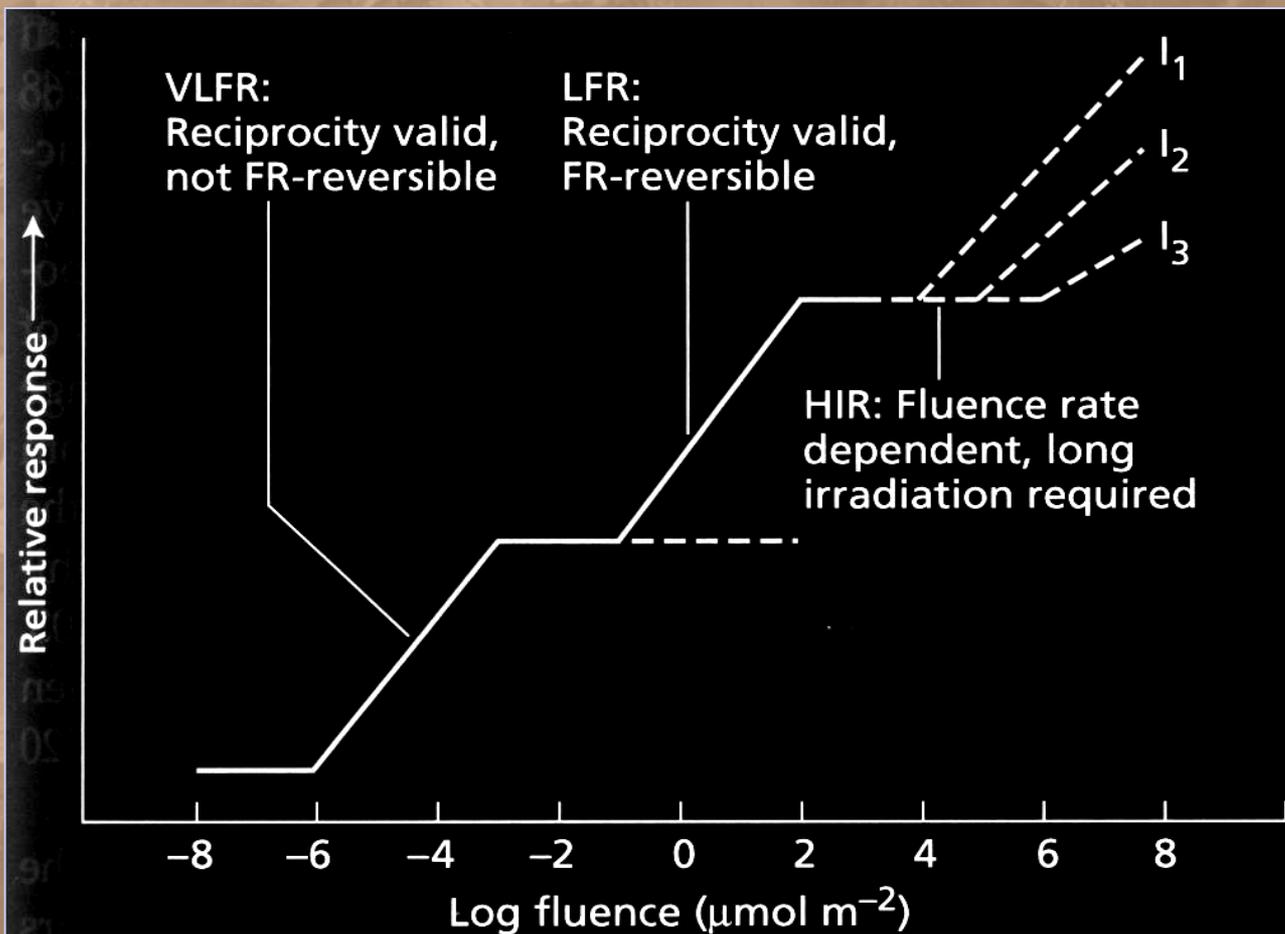


цитозольная ветвь сигналинга: б.-б. взаимодействия, G-белки, цГМФ, [Ca²⁺]_{цит.}, CaM, H⁺-АТФаза плм, ионные каналы плм

«цитозольный» сигнал тоже может идти в ядро и регулировать экспрессию генов

цитоплазма

Эффекты фитохромов можно разделить по их зависимости от интенсивности света



VLFR (very low fluence responses)
0,1 – 100 нмоль квантов/ m^2 ,
не «фотообращаема»

LFR (low fluence responses)
1 – 1000 мкмоль/ m^2

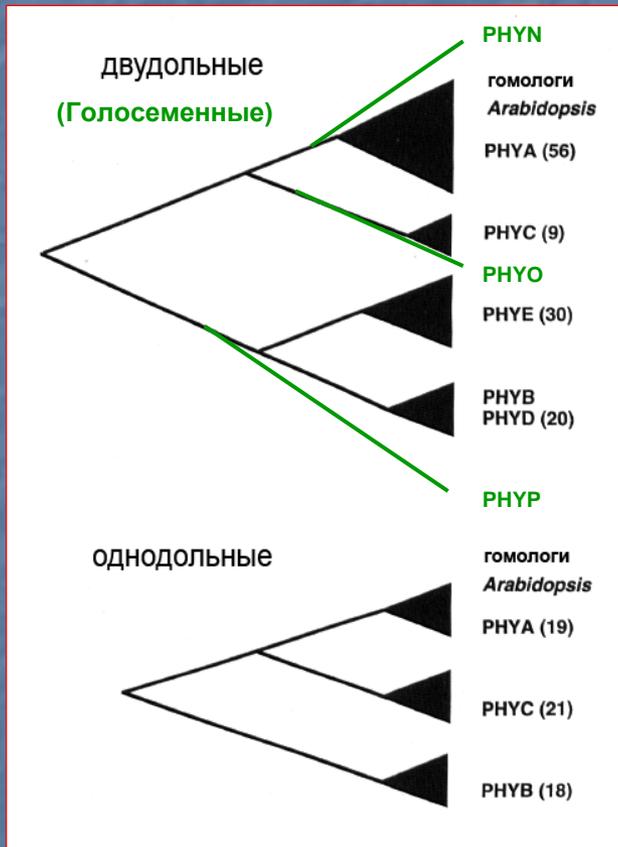
HIR (high irradiance responses)
до 100 ммоль/ m^2

Действие фитохромов различается также по длительности лаг-периода (от минут до недель), возможности «фотообращения»

Типы фитохром-зависимых ответов

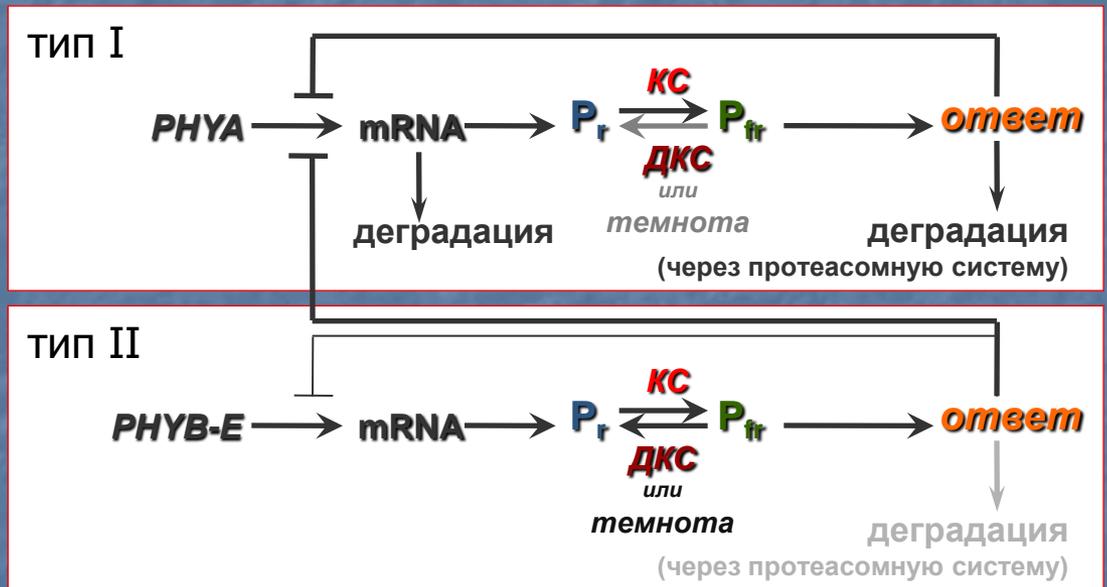
Тип ответа		Действующий свет		Реципрок-ность	Обрати-мость	Обес-печивает	Примеры физиологических ответов
		Спектр	Интенсив-ность				
VLFR	Сверхнизко-энергетические ответы (very low fluence responses)	УФ-А-ДКС	$10^{-12} - 10^{-6}$ моль м ⁻² Импульсы	есть	нет	phyA	У набухших семян и этиолированных проростков, содержащих большое количество этого фитохрома А: необратимая индукция прорастания семян, деэтиоляция (ингибирование роста этиолированных колеоптилей, индукция синтеза хлорофилла и антоцианов, индукция экспрессии генов <i>CAB/LHCB</i>).
	Низко-энергетические ответы (low fluence responses)	К/ДК	$10^{-6} - 10^{-3}$ моль м ⁻² Импульсы	есть	есть	phyB-E	Прорастание семян, деэтиоляция. В основном у деэтиолированных (зелёных) растений: удлинение стебля, разворачивание листьев, избегание тени, вращательные движения хлоропласта в клетке <i>Mougeotia</i> , К/ДК-обратимые изменения ионных токов при никтинастических движениях листьев, измерение длины дня, регуляция перехода к цветению.
HIR	Высоко-энергетические ответы	К	$> 10^{-3} - 10^{-2}$ моль м ⁻²	нет	нет	phyB	Деэтиоляция проростков на постоянном КС; у деэтиолированных: ингибирование роста гипокотилия и стебля, регуляция цветения, прорастание спор папоротников.
	(high irradiance responses)	ДК	Постоянное освещение	нет	нет	phyA, phyE	Прорастание семян, деэтиоляция, синтез антоцианов в проростках двудольных, индукция гравитропизма корня, индукция цветения.

Многообразие фитохромов у Покрытосеменных растений

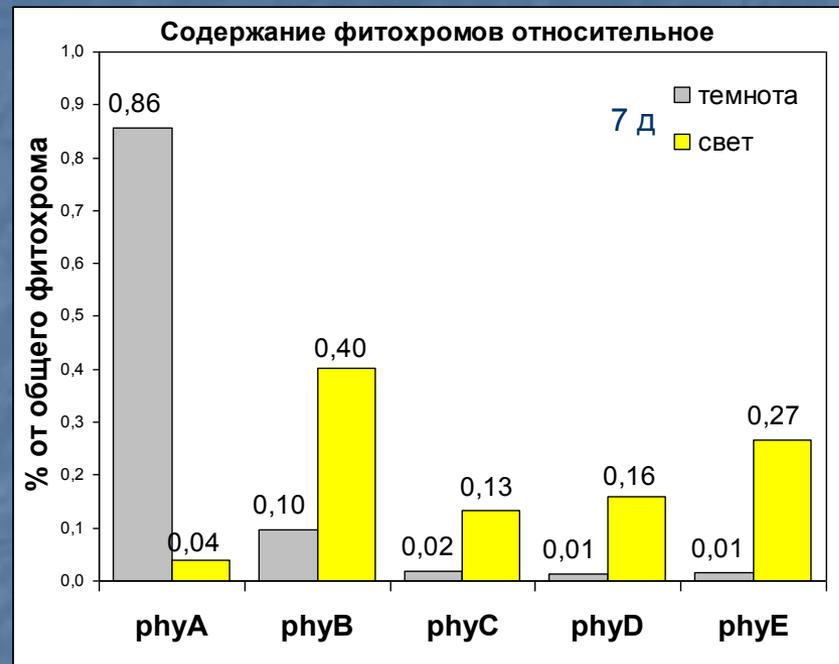
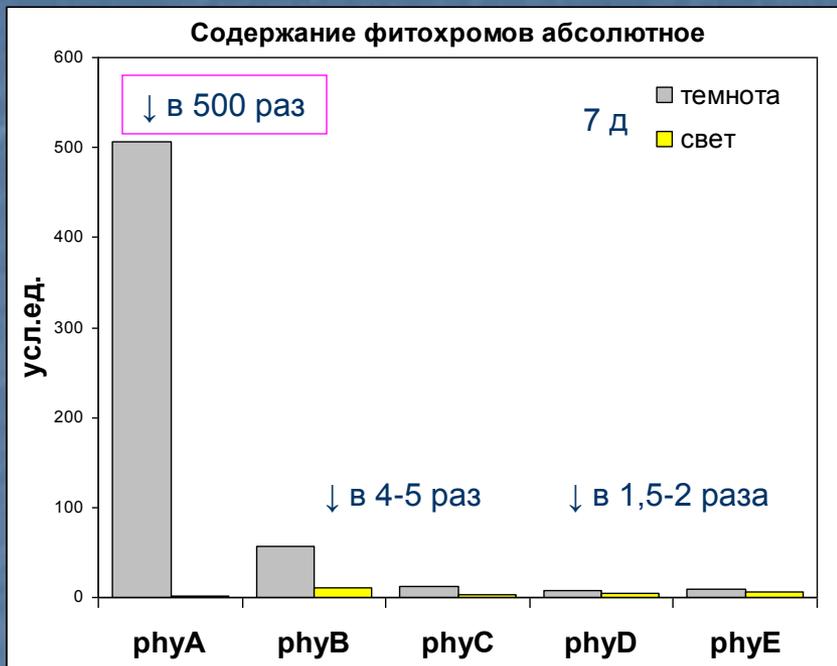


phyA – фотолабильный (тип I) – NEW!

phyB-E и все фитохромы до Покрытосеменных – фотостабильные (тип II)



Содержание разных фитохромов : в этиолированном и зелёном растении (*Arabidopsis*)



	Абсолютное содержание	Соотношение (% от общего phy)				
		phyA	phyB	phyC	phyD	phyE
Этиолированное (в темноте):	100 отн.ед.	85	10	2	1,5	1,5
Зелёное (на свету):	4-5 отн.ед. (в ~23 раза <)	4	40	13	16	27

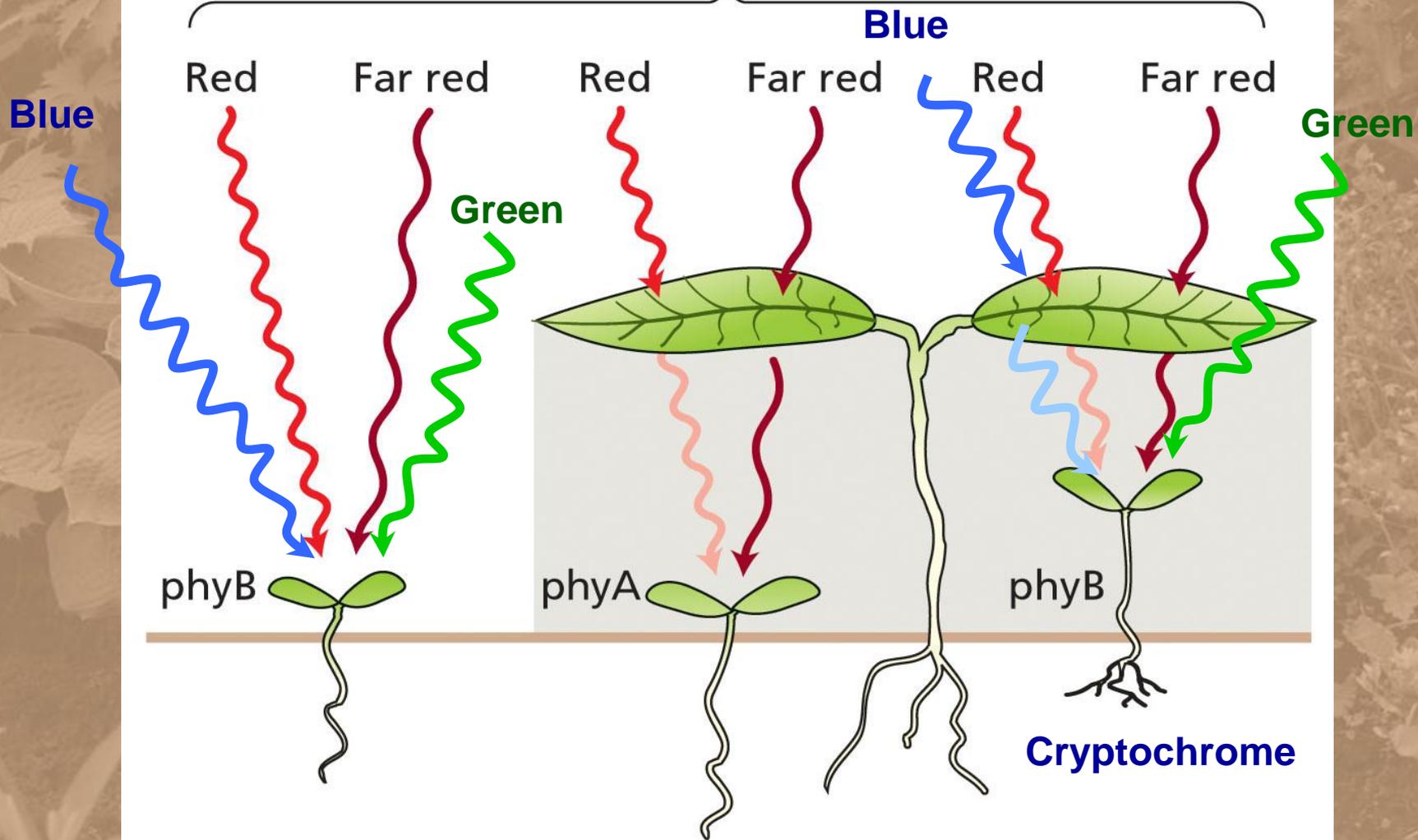
Одна из функций фитохромов – адаптация к условиям освещения

	Photon flux density ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{S}^{-1}$)	R/FR ^a
Daylight	1900	1.19
Sunset	26.5	0.96
Moonlight	0.005	0.94
Ivy canopy	17.7	0.13
Lakes, at a depth of 1 m		
Black Loch	680	17.2
Loch Leven	300	3.1
Loch Borralie	1200	1.2
Soil, at a depth of 5 mm	8.6	0.88

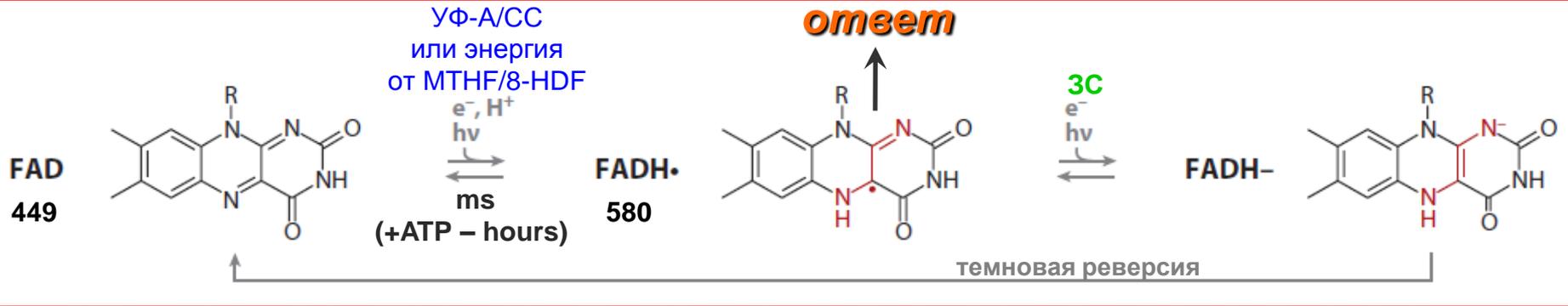
Избегание тени

(B)

Continuous illumination



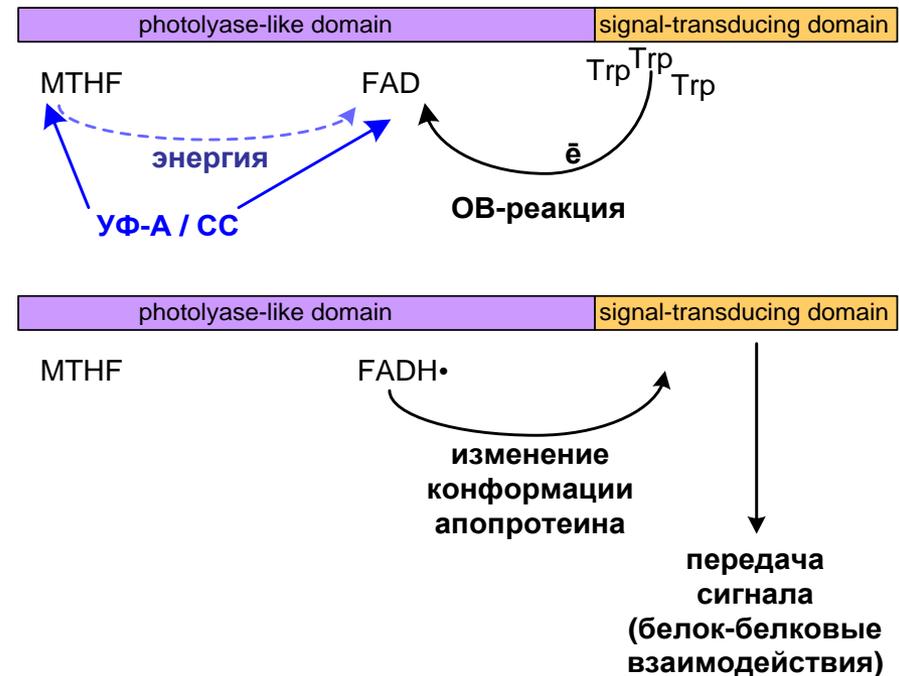
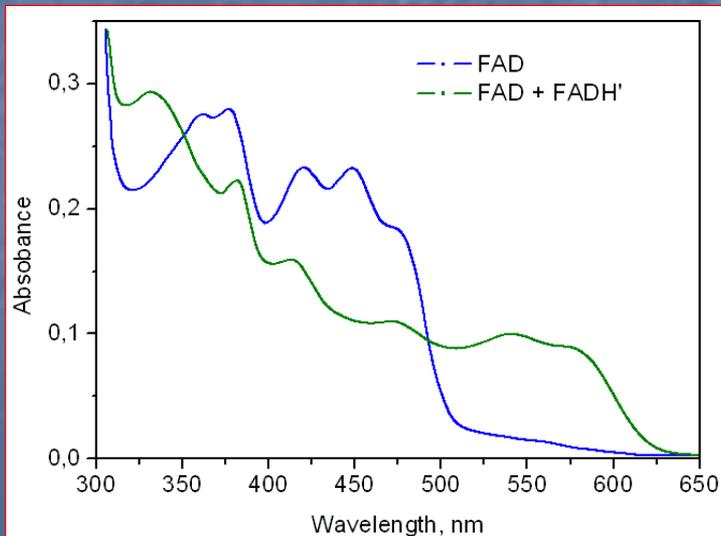
Криптохромы: фотопревращения



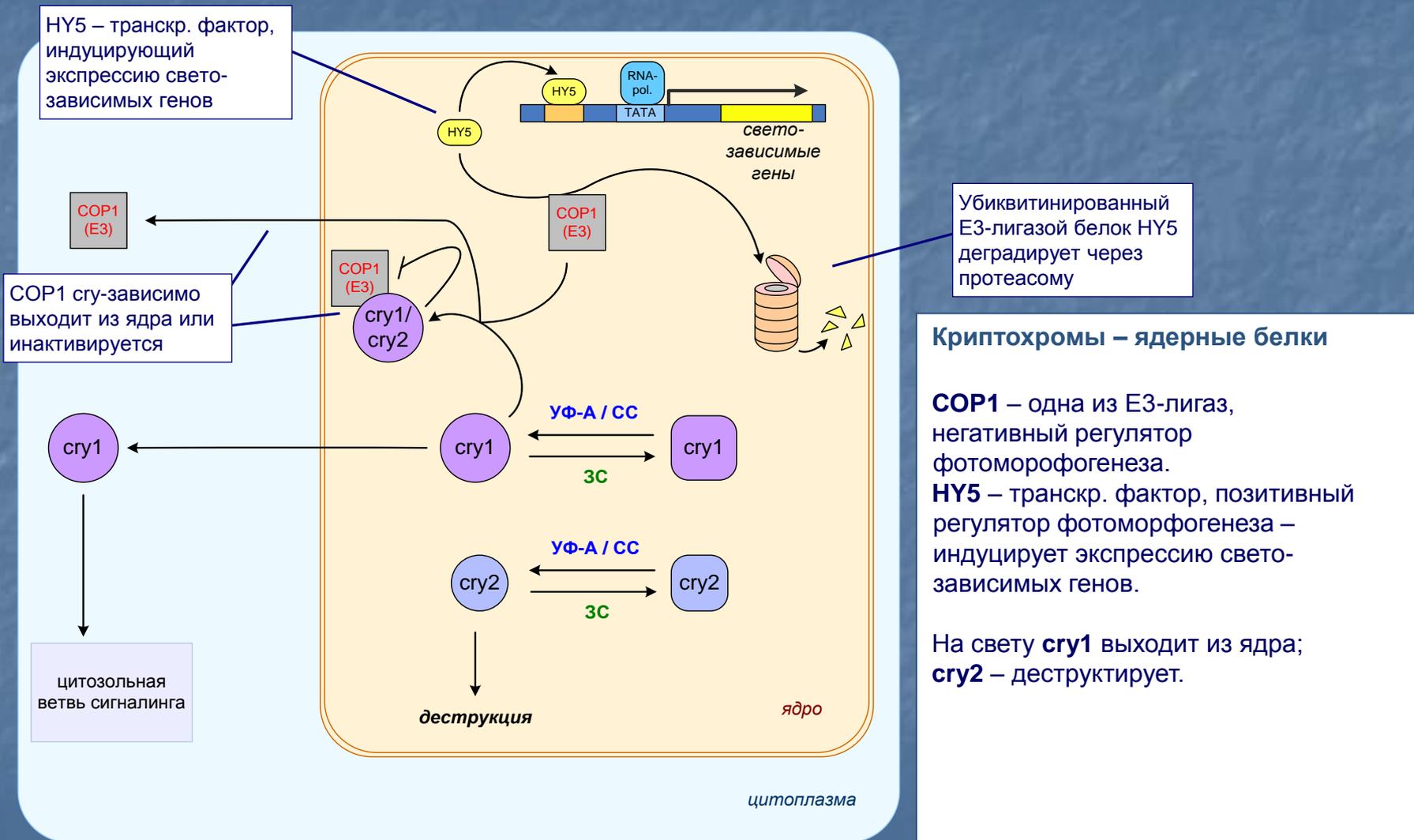
Спектры поглощения CPH1-PHR:

FAD – темноадаптированная форма с полностью окисленным FAD

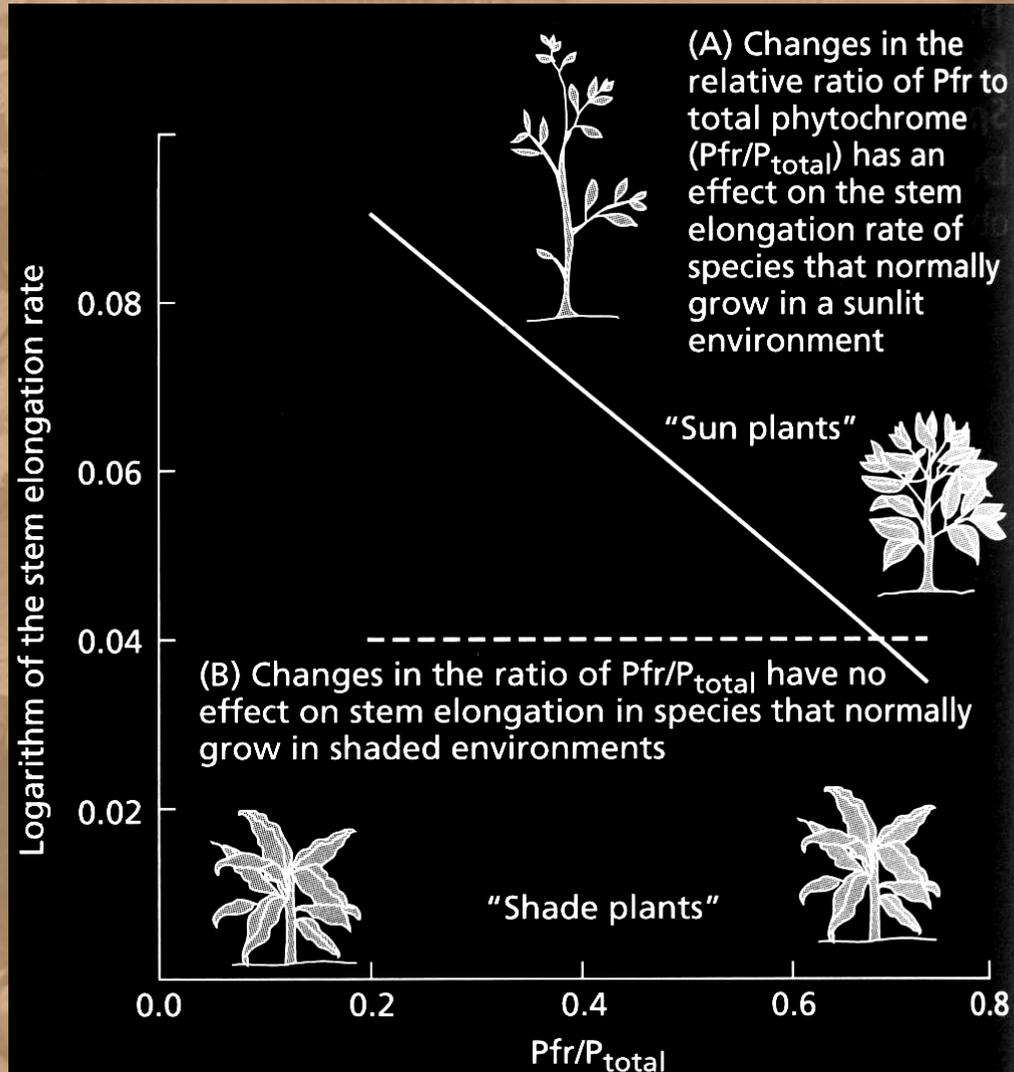
FAD + FADH• – после освещения СС часть FAD восстанавливается до радикала – это физиологически активная форма криптохрома



Криптохромы: фотопревращения, передача сигнала



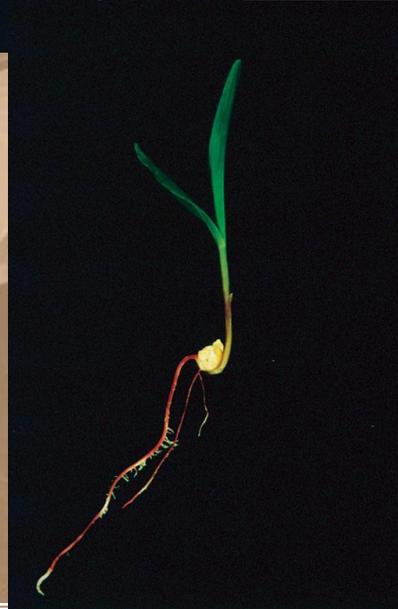
Избегание тени



- в условиях затенения у светолюбивых растений происходит растяжение стебля, прочность стебля снижается, формируются листья меньшей площади меньше пигментов фотосинтеза.

- у теневыносливых растений противоположная реакция на тень: крупные листья, много пигментов фотосинтеза

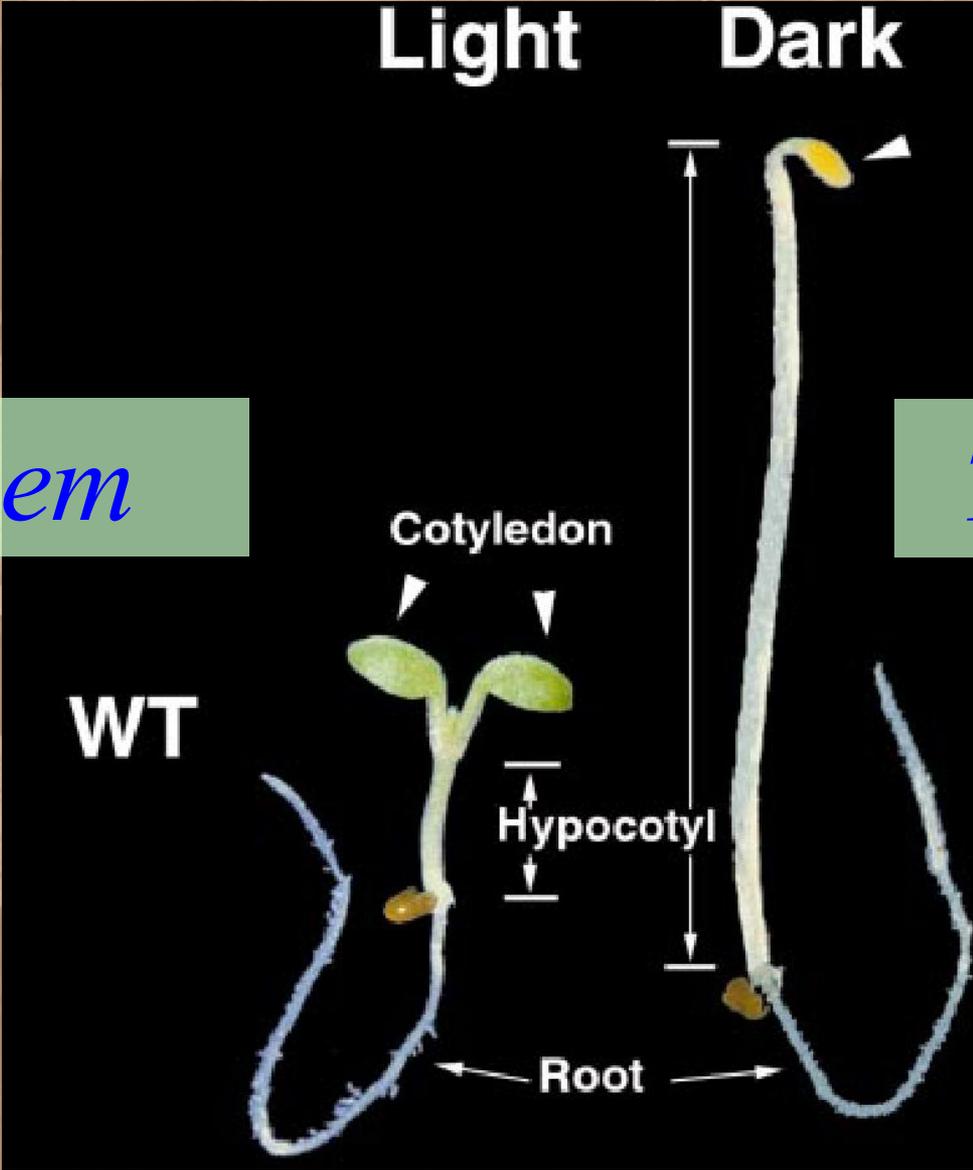
Деэтиоляция



Де-этиоляция в норме

Свет

Темнота



Де-этиоляция у мутантов с поврежденным COP белком

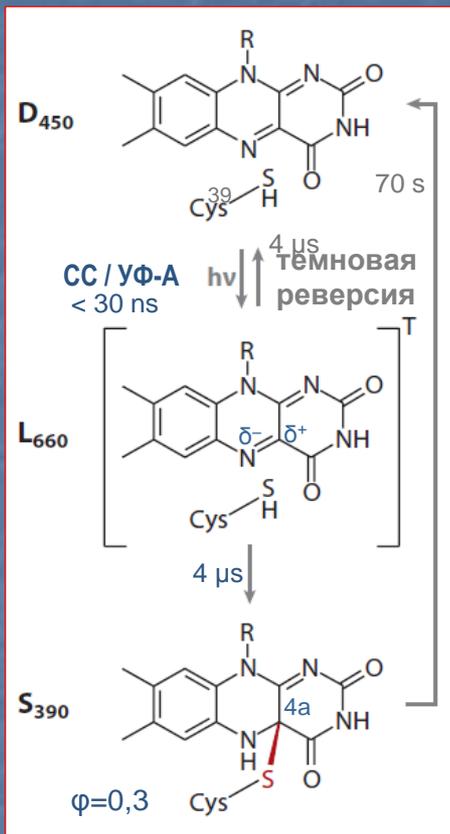
Свет



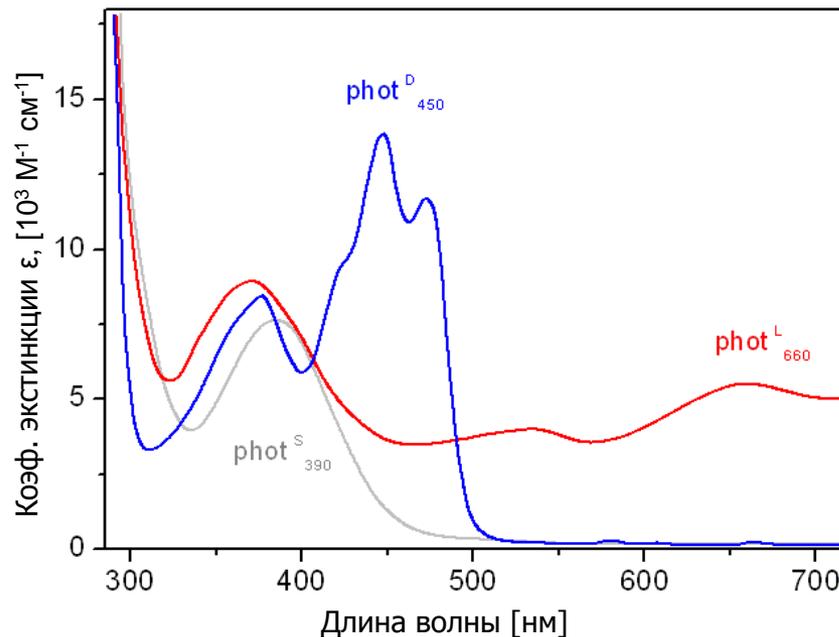
Темнота

COP – **CO**nstitutive **P**hotomorphogenesis

Фототропин: фотопревращения

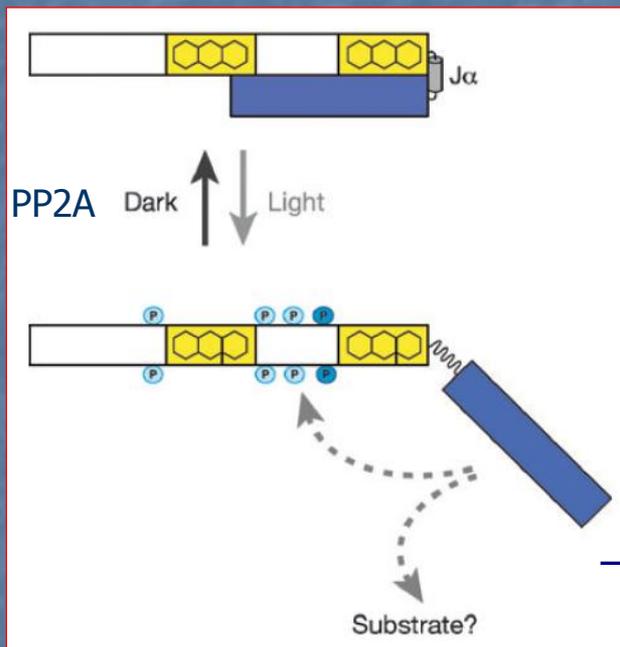


Спектры поглощения интермедиатов фотоцикла фототропинов



При поглощении кванта синего или УФ-А света происходит фотовозбуждение FMN LOV2 домена => образование короткоживущего триплетного состояния L₆₆₀ => метастабильный тиоаддукт изоаллоксазинового кольца FMN с консервативным цистеином (Cys³⁹ у phot1) (состояние S₃₉₀). В темноте FMN постепенно возвращается в исходное состояние.

Фототропин: СИГНАЛИНГ

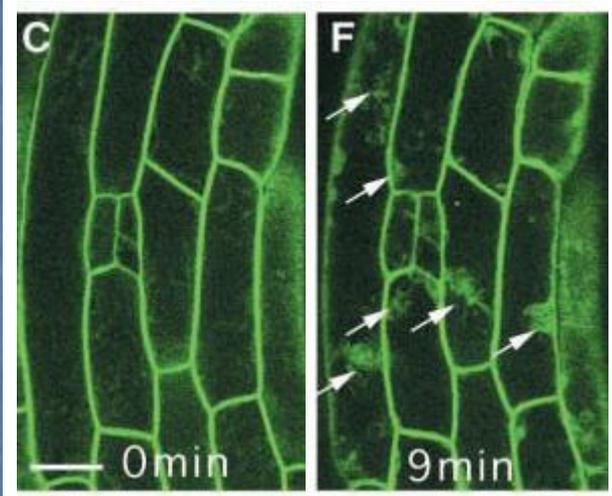


СС/УФ-А зависимое образование тиааддукта FMN с цистеином LOV домена приводит к изменению конформации апопротеина, снятие репрессии протеинкиназного домена, автофосфорилированию фототропинов по нескольким Ser и связыванию с 14-3-3 белками.

В темноте происходит постепенное дефосфорилирование фототропинов с помощью протеинфосфатаз (PP2A).

открытие Ca^{2+} -каналов плазмалеммы (phot1) и Ca^{2+} -каналов эндомембран (phot2) \rightarrow повышение $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{цит}}$ \rightarrow активация Ca^{2+} -кальмодулина, H^+ -АТФазы (плм и, возможно, тпл) и K^+_{in} -каналов

Фототропины: локализация



Фототропины – гидрофильные белки, ассоциированные с плазмалеммой.

С – phot1-GFP в темноте равномерно распределён в плоскости плазмалеммы,

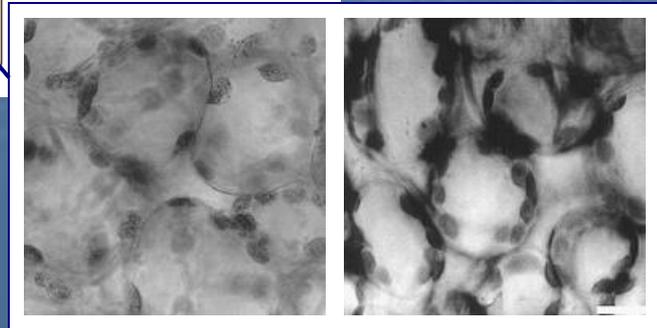
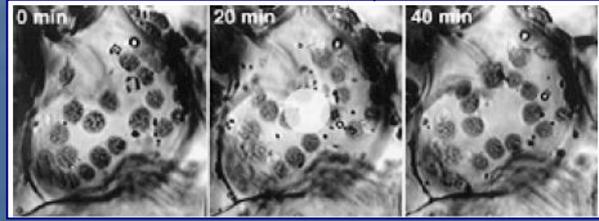
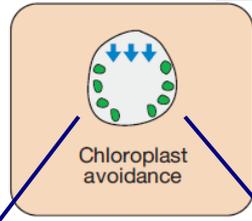
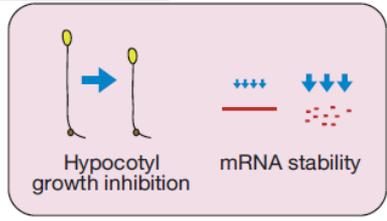
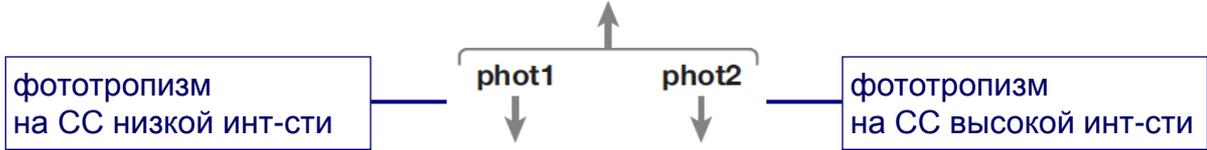
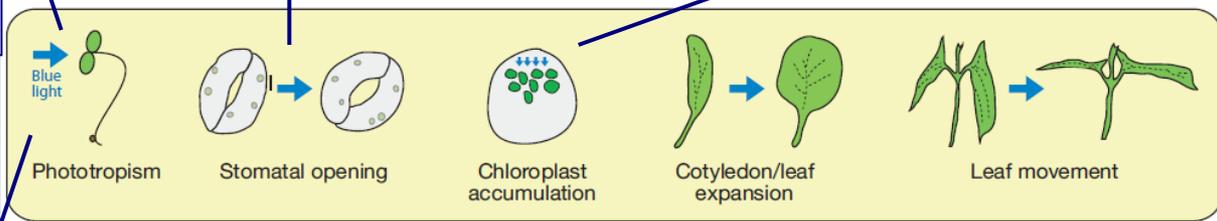
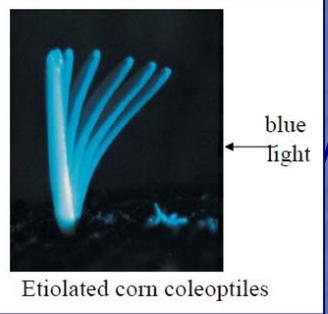
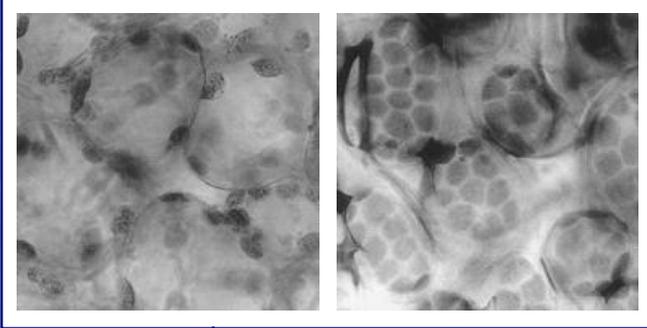
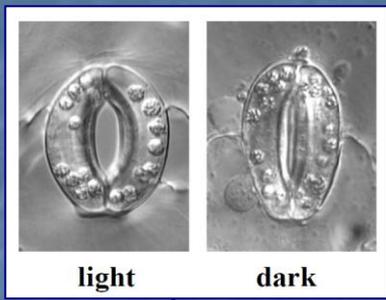
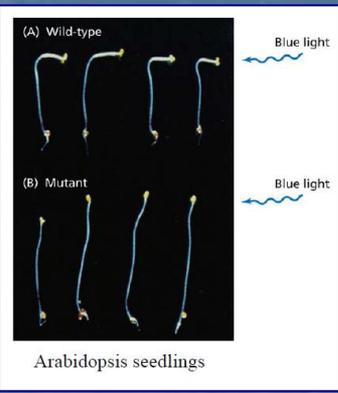
F – после освещения СС освобождается от связи с мембраной и выходит в цитозоль.

У *Arabidopsis* работают два фототропина с разной чувствительностью:

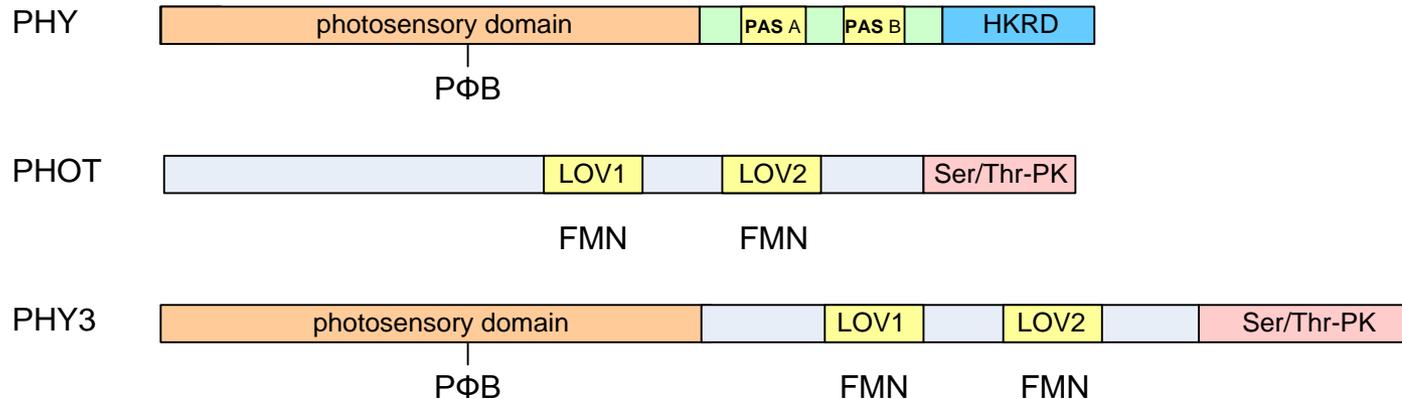
phot1 – высокочувствительный – ответ на СС низкой интенсивности,

phot2 – низкочувствительный – ответ на СС высокой интенсивности.

Фототропины: физиологические ответы (значительное перекрывание функций phot1 и phot2)



«Суперхром» = Неохром (фитохром 3) – химерный фоторецептор



Неохром, представленный белками phy3 (=neo1) у папоротника *Adiantum capillus-veneris* и MsNEO1 и MsNEO2 у зелёной водоросли *Mougeotia scalaris* [конвергенция] состоит из хромофор-связывающего домена **фитохрома** на N-конце и почти полноразмерного **фототропина** (включая хромофор-связывающий и Ser/Thr-протеинкиназный домены) на С конце, и предположительно ассоциирован с мембранами. Синергизм СС и КС => повышение чувствительности фоторецептора.

Неохромы регулируют фототропизм и движение хлоропластов на СС и КС.

ФОТОПЛАНИДИЗМ



- Факторы, влияющие на переход к цветению:

- Эндогенные ритмы развития растения

- Число листьев

- C/N – соотношение

- Определение фотопериода

- Температурный ритм

- Водный режим

Переход к цветению



У растений фотопериодом регулируется

- Индукция цветения
- Сезонный переход в состояние покоя
- Формирование запасяющих органов
- Вегетативное размножение

По реакции зацветания в ответ на длину дня можно выделить группы растений

- Длиннодневные растения (ДДР)
- Короткодневные растения (КДР)
- Длинно/короткодневные растения
- Коротко/длиннодневные растения
- Нейтральные растения

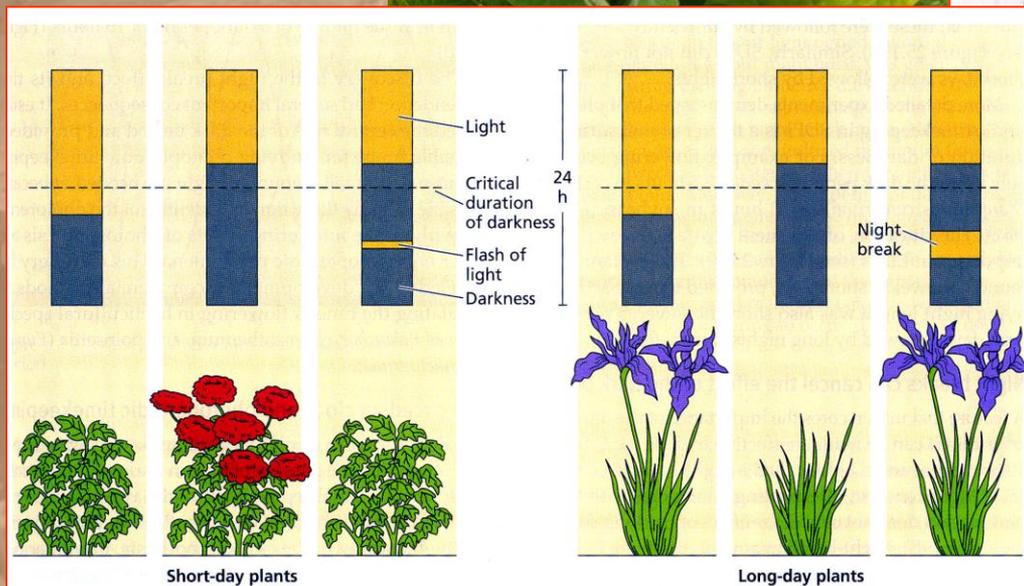
- Среднедневные растения
- Амфифотопериодические растения

**Реакция на длину
дня может быть**

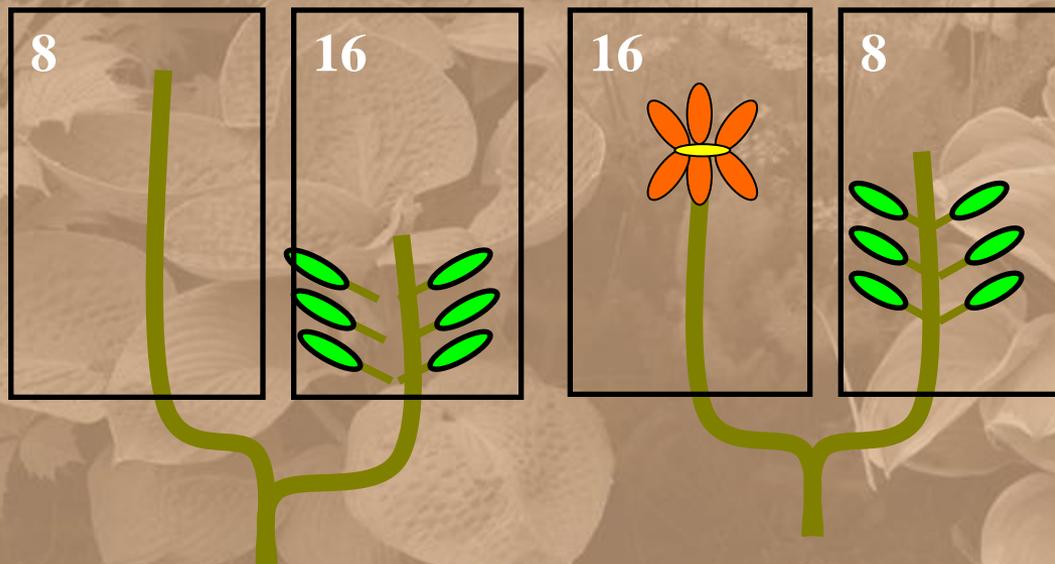
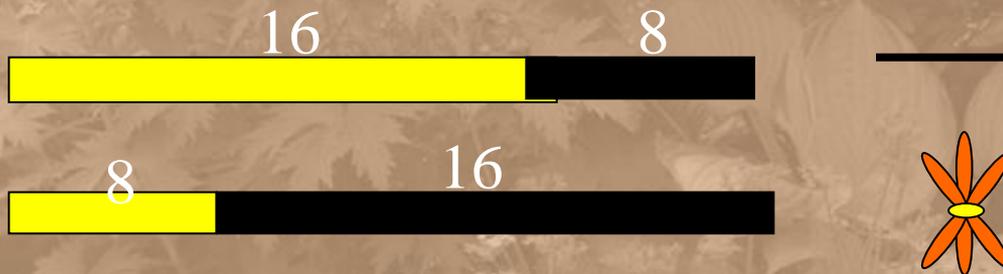
- Качественной
- Количественной

Переход к генеративной стадии развития. Фотопериодизм

Индукция
цветения
Эвокация
цветения
Формирование
цветка.



М.Х.Чайлахян, 1935

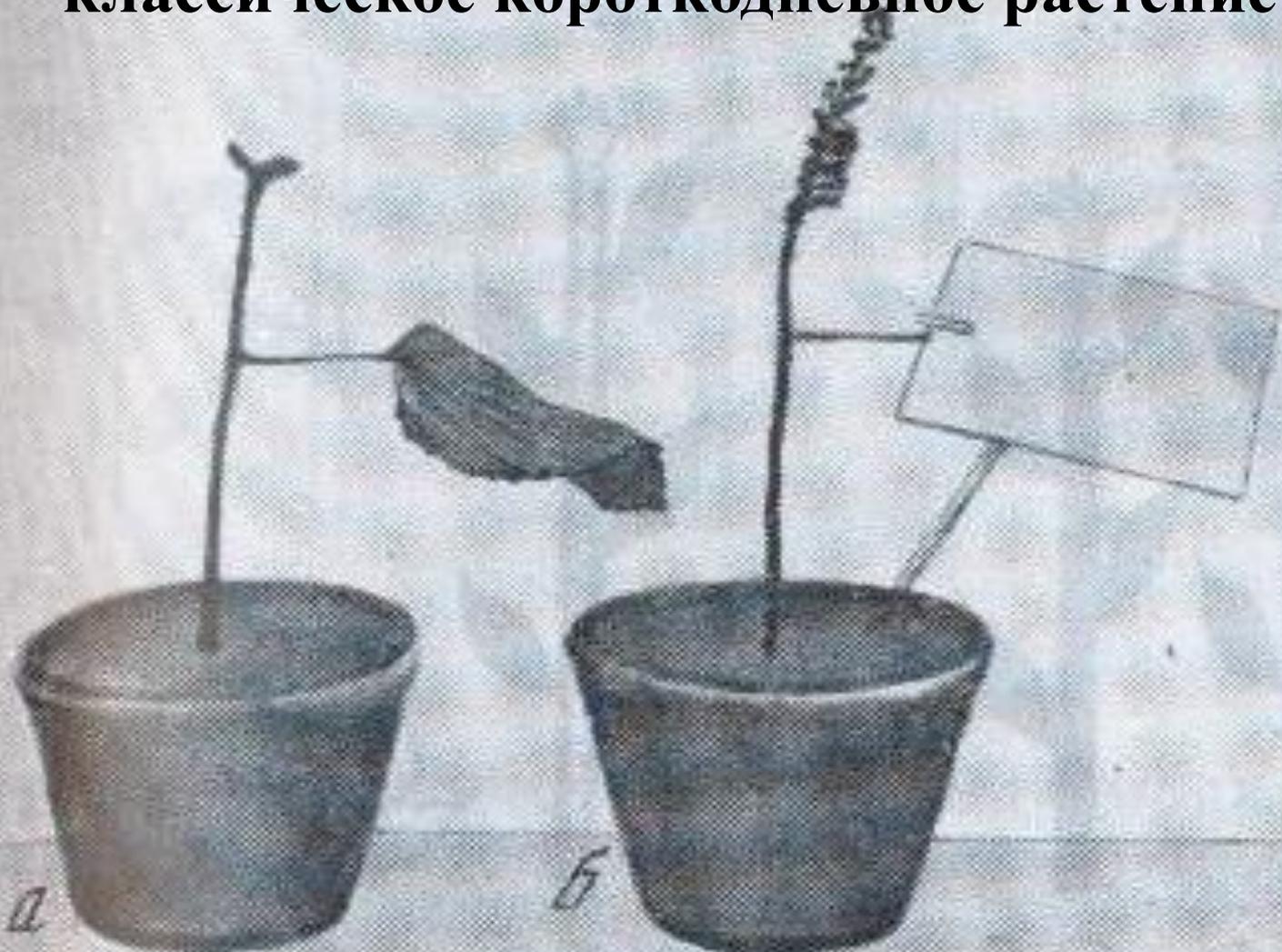


Опыт Чайлахяна с короткодневным растением *Chrysanthemum indicum*

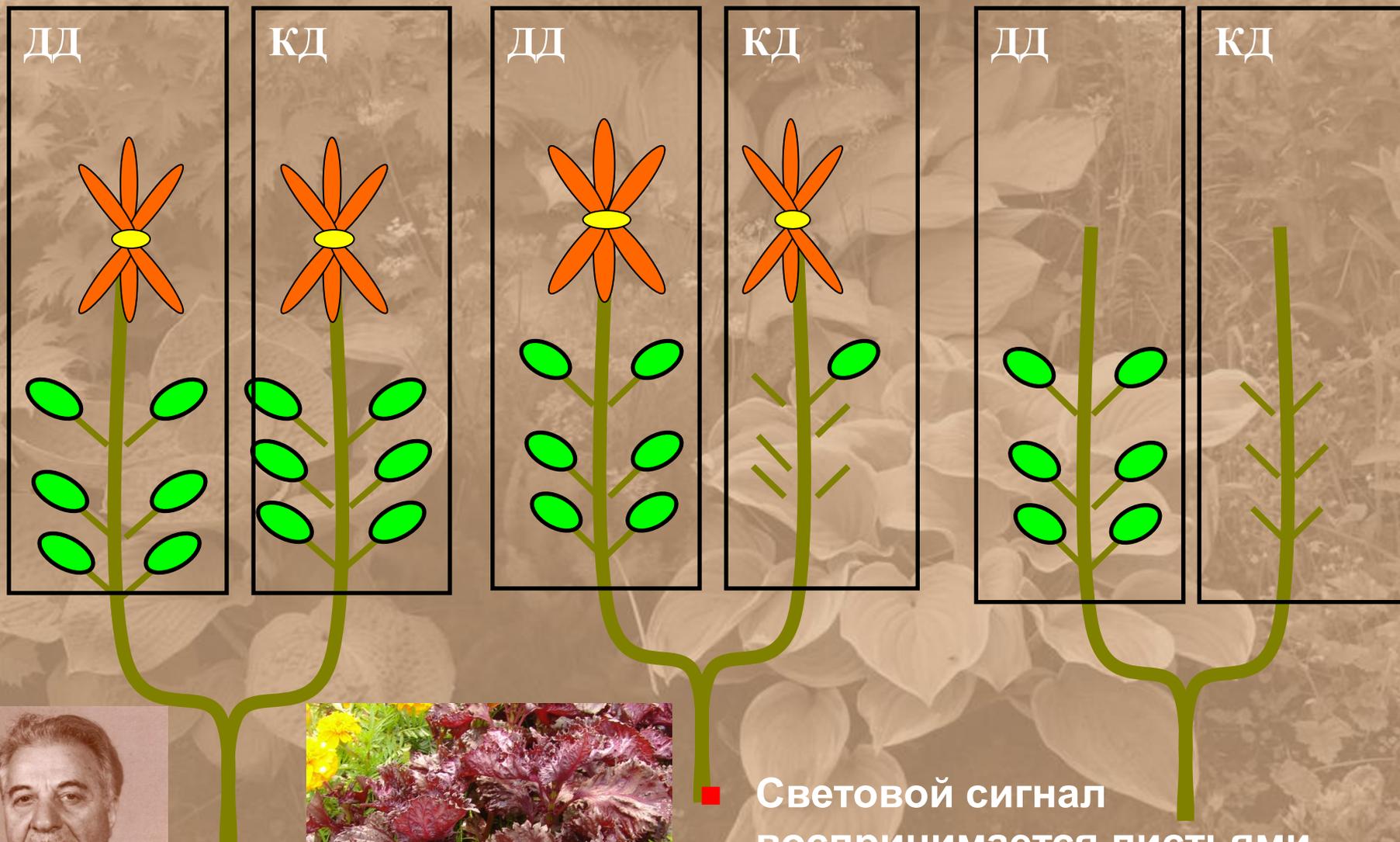


Perilla nankensis –

классическое короткодневное растение



Опыт Чайлахяна с короткодневным растением *Perilla* sp.



■ Световой сигнал
воспринимается листьями.
«Гормон цветения» передается
по флоэме в апекс побега

Флоральный стимул. Гипотеза М.Х.Чайлахяна

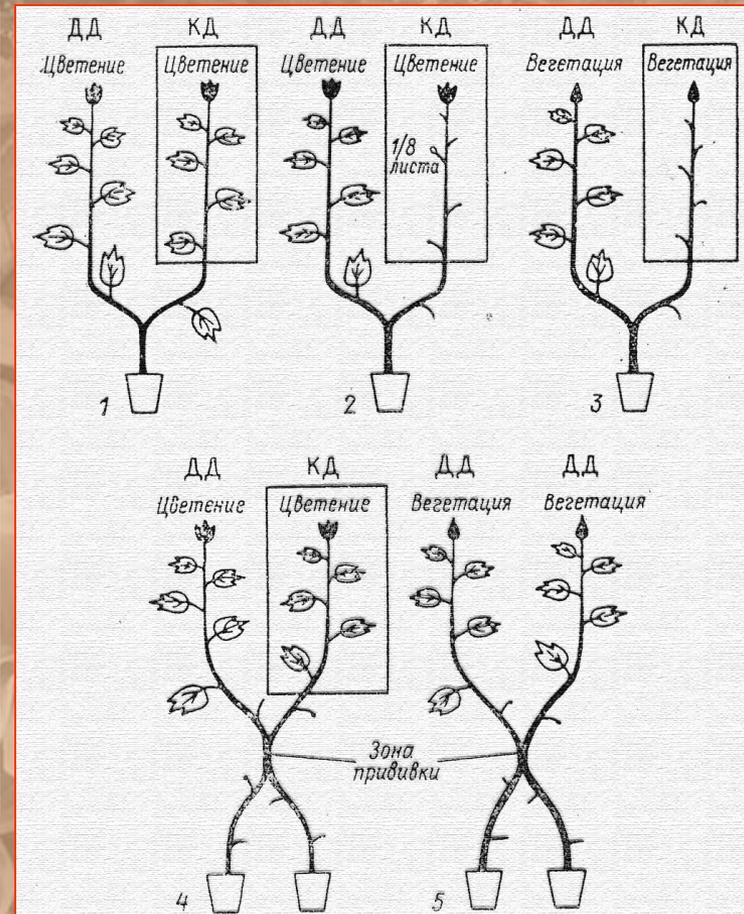
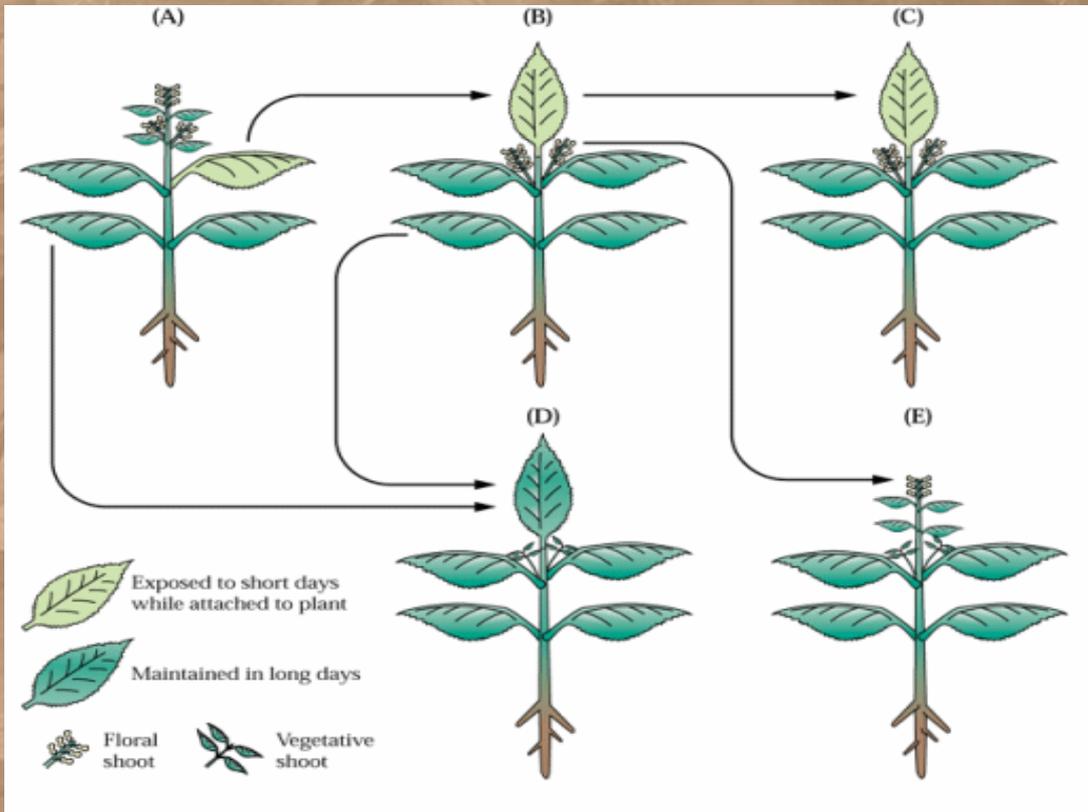


Рис. 9.7. Перемещение флорального стимула из листьев одной ветви КДР дурнишника в другую (1—3) и из одного побега к другому через прививку (4) (Нампер, 1942).

5— контроль.

Гипотеза:

У ДД растений нет гббереллинов, но есть антезины.

У КД растений – наоборот.

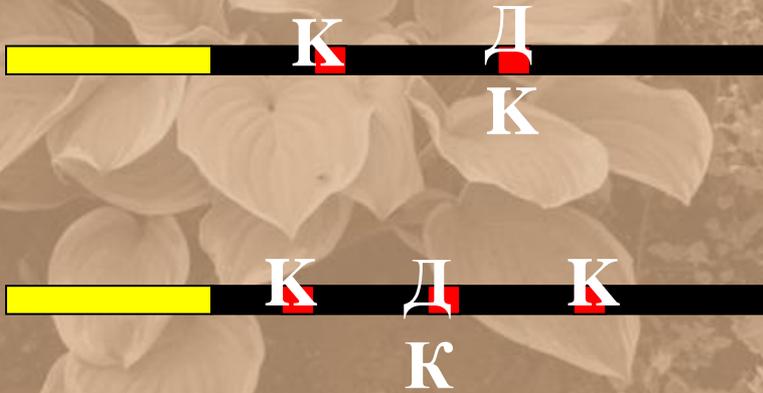
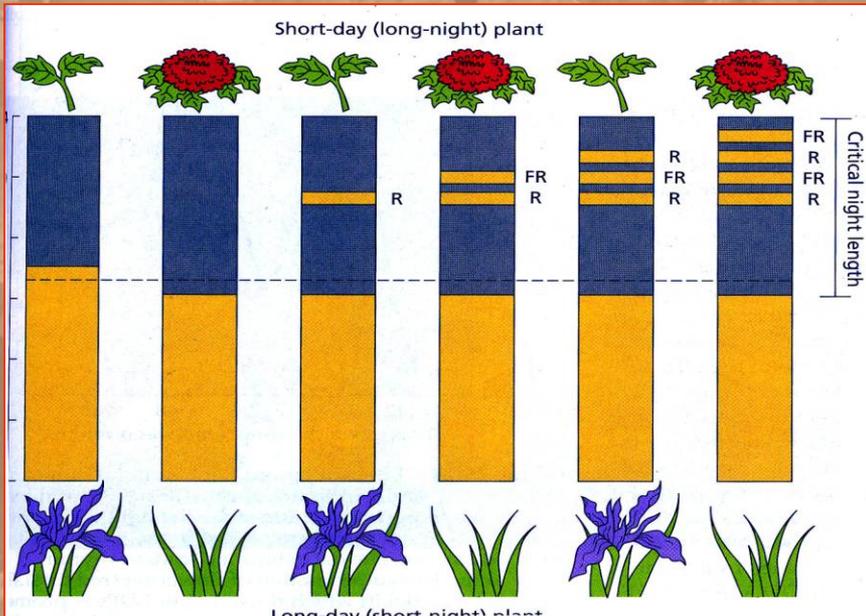
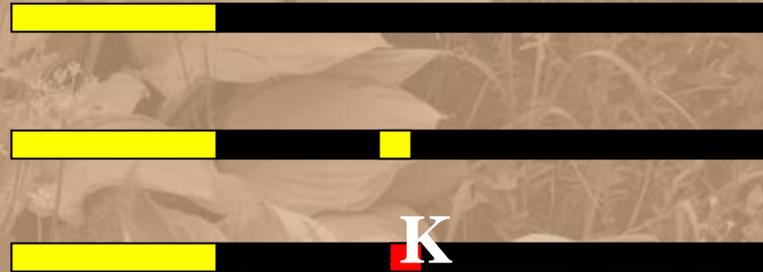


Xanthium strumarium (Compositae)

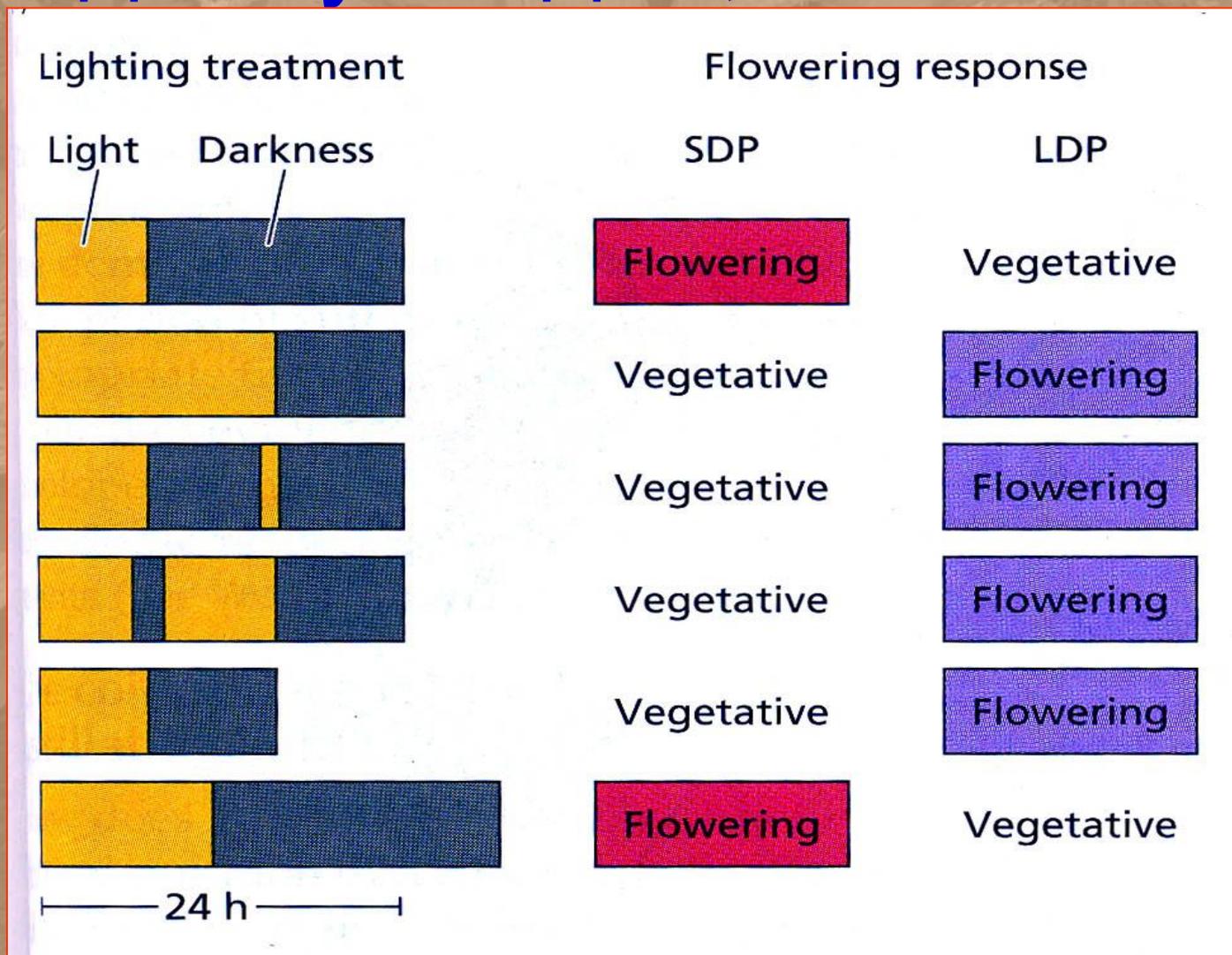
- Эффект прерывания ночи демонстрирует типичную К/ДК обратимость. В определении фотопериода фоторецептором является фитохром



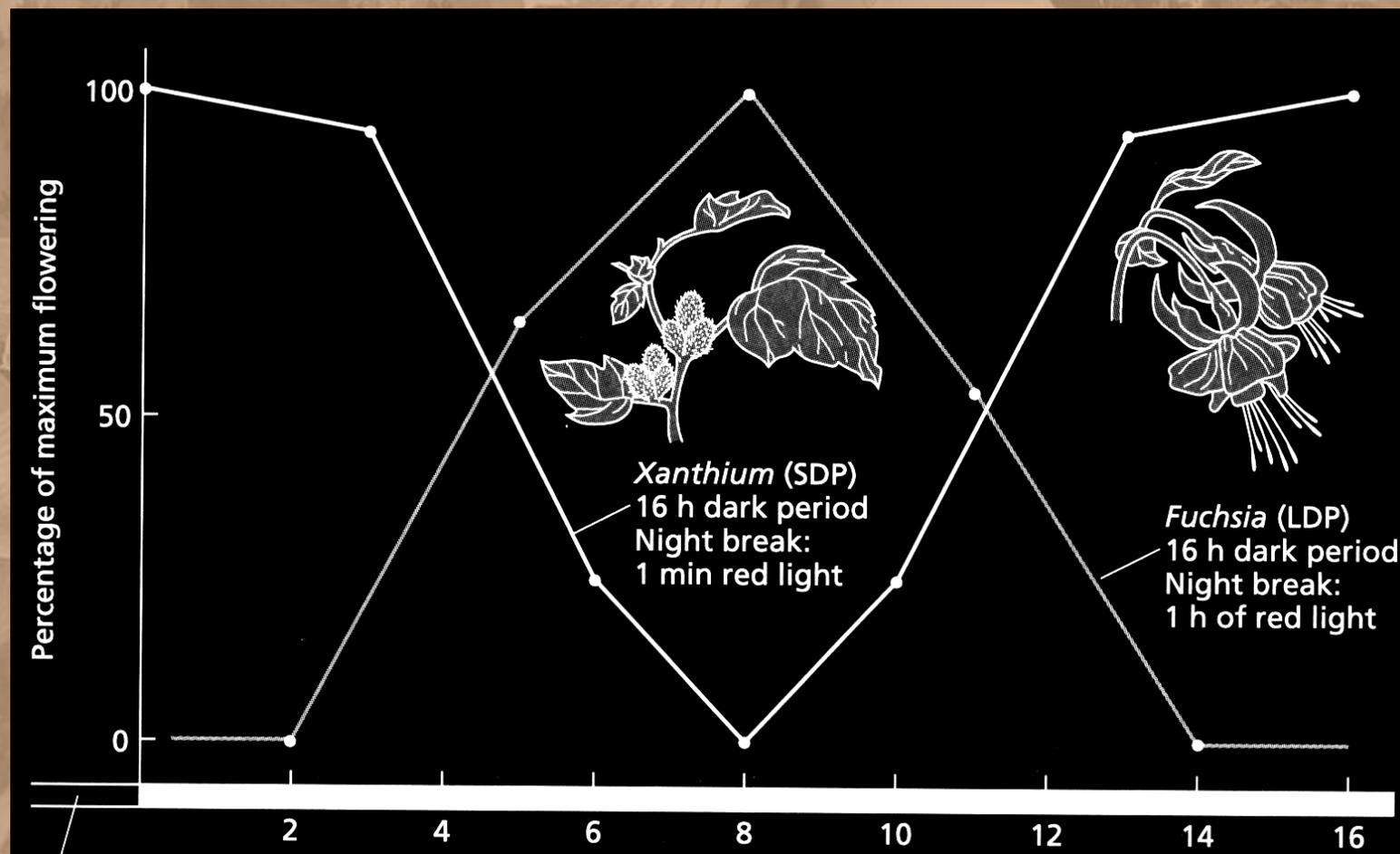
Xanthium sp.



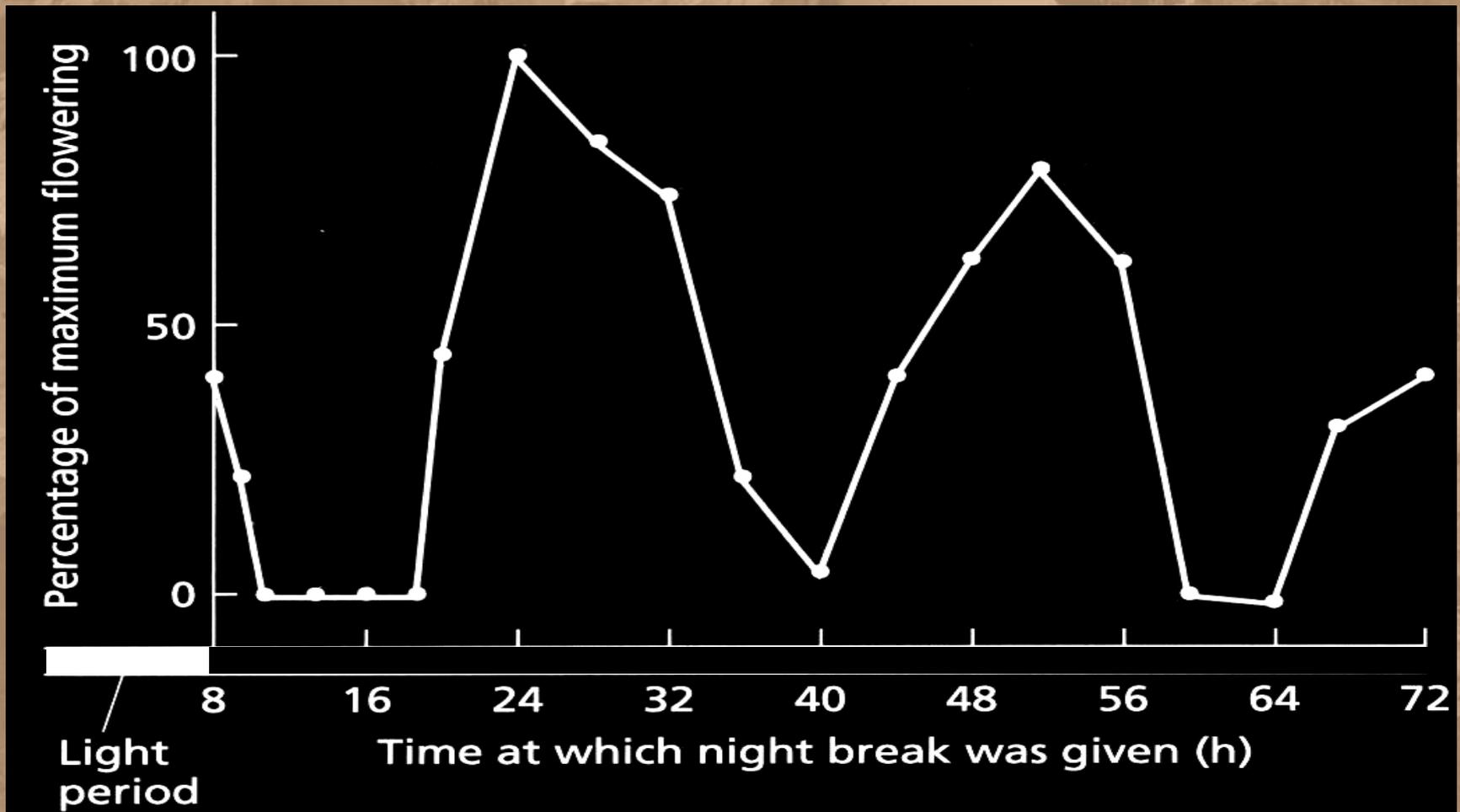
Растения воспринимают длину не дня, а ночи



Эффект прерывания ночи зависит от того, в какое время от начала ночи дано освещение

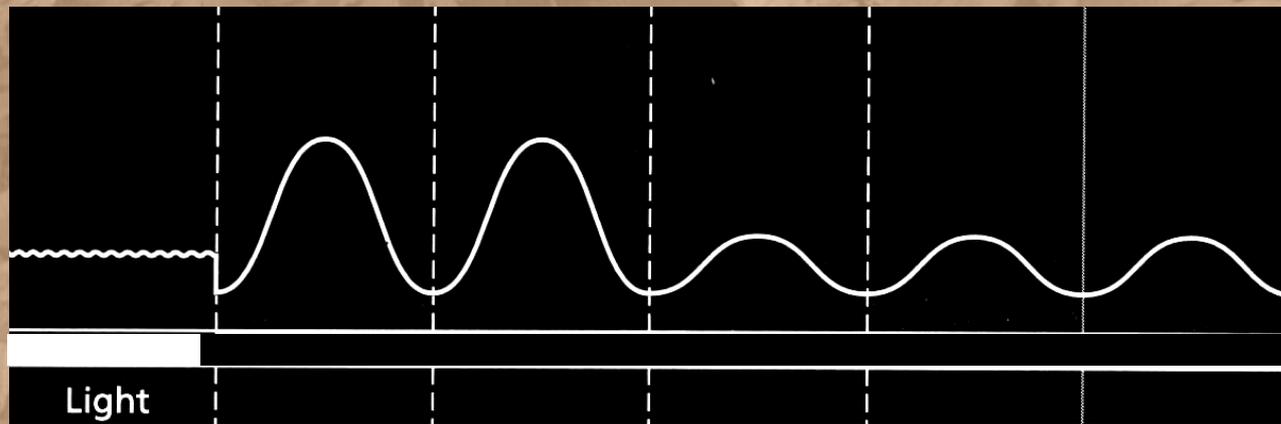


Периоды «чувствительности» к индуцирующему освещению проявляют циркадную ритмичность

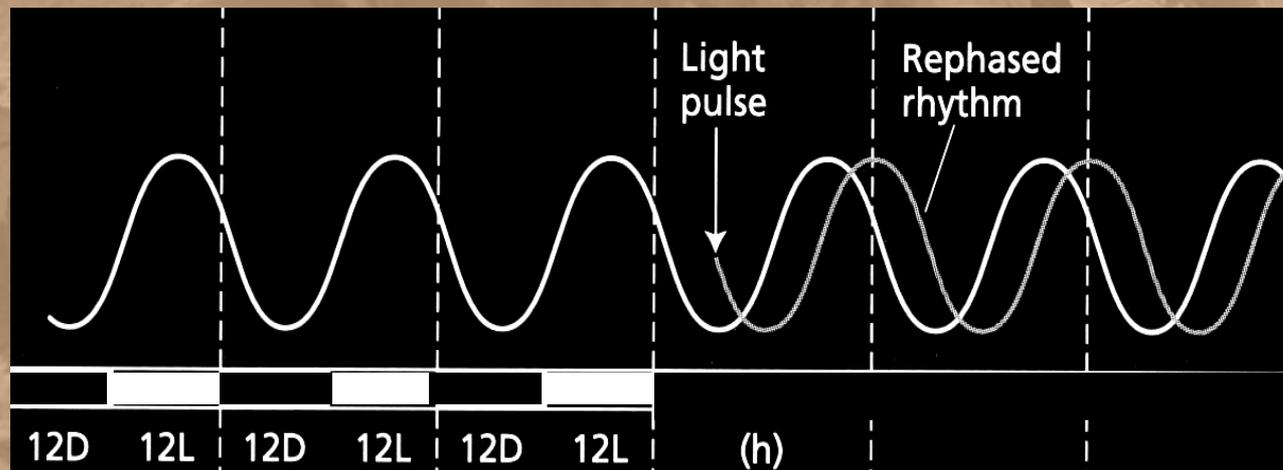


Настройка часов может осуществляться светом

(физиологические эффекты)

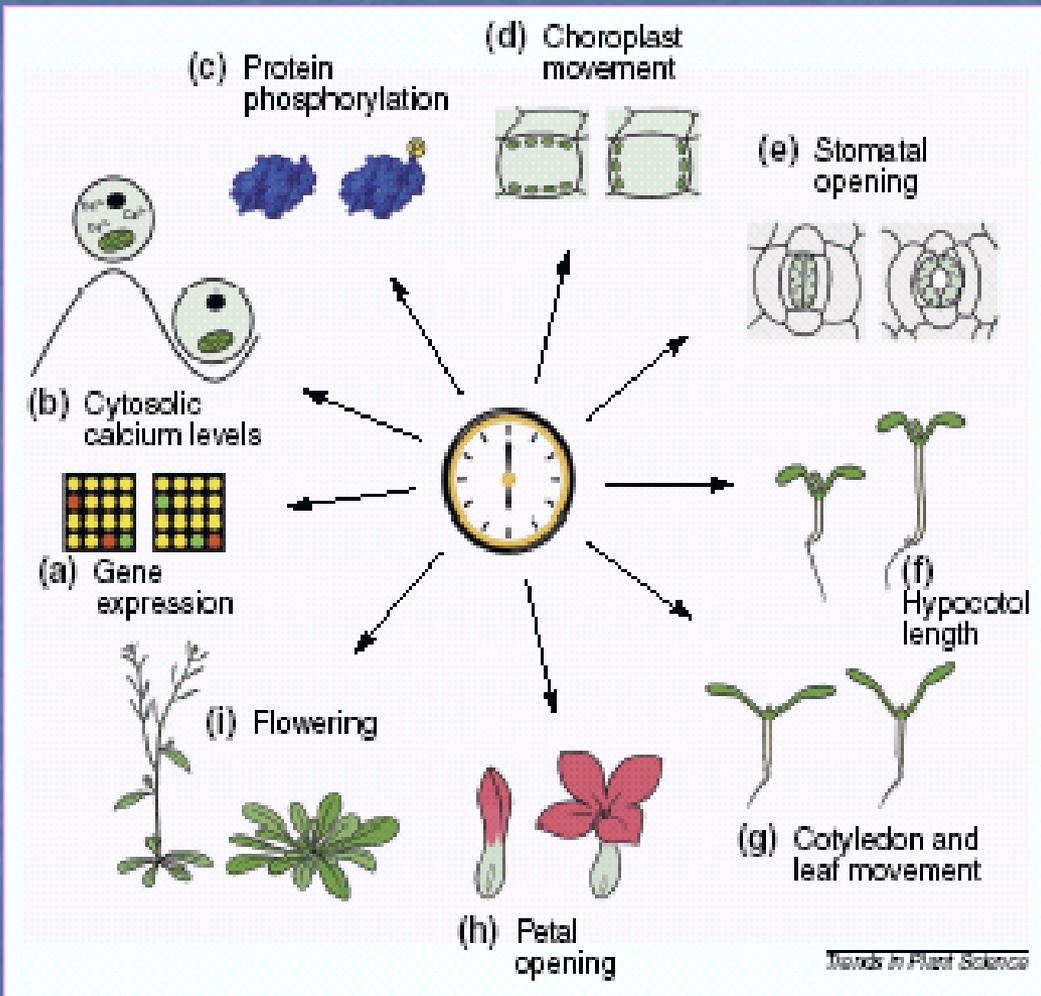


Ритм «удерживается» в одних условиях освещения, но запускается при смене условий



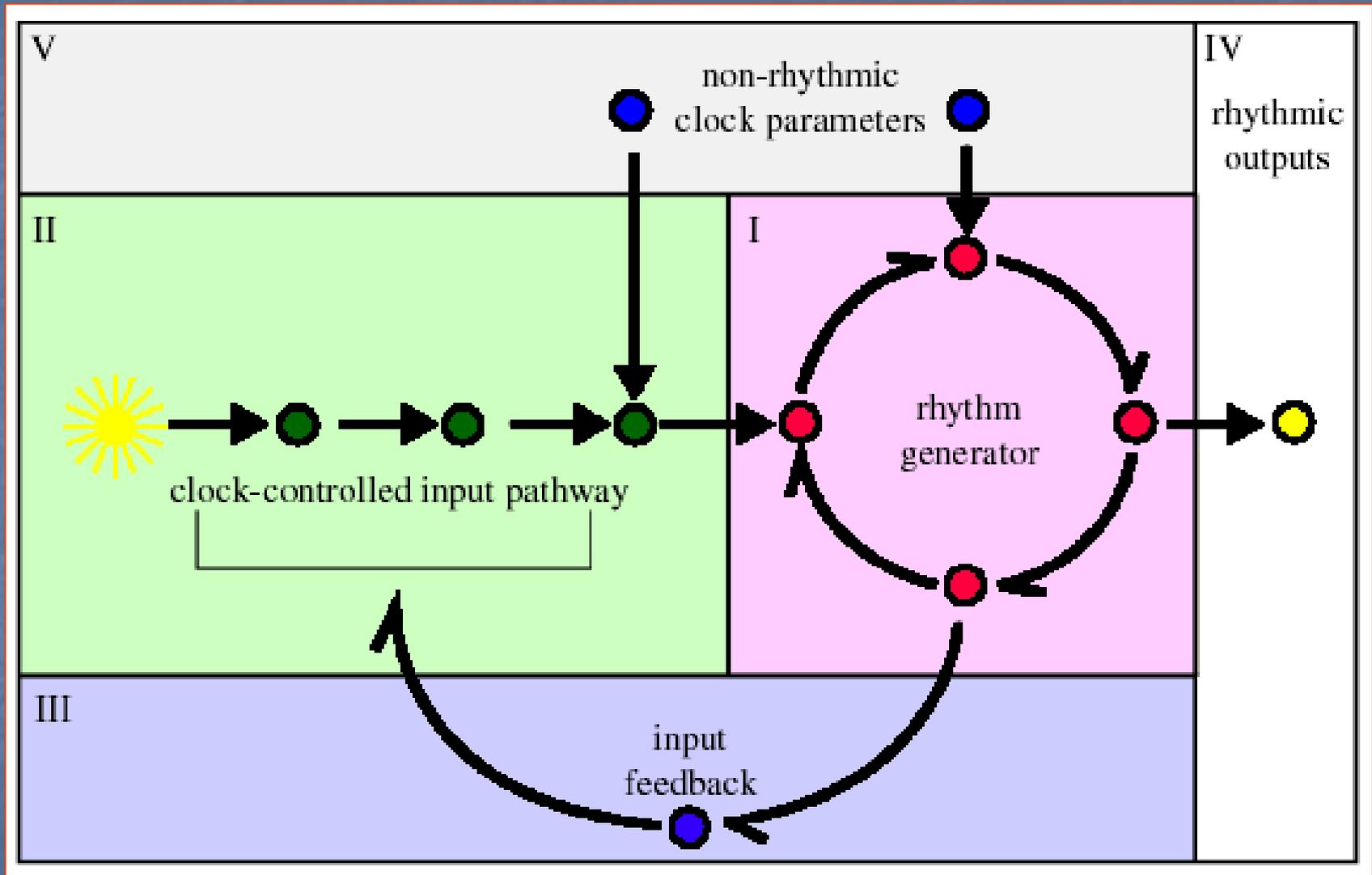
Смена условий освещения сдвигает фазу ритма не меняя его периода

Роль «биологических часов» в жизни растения

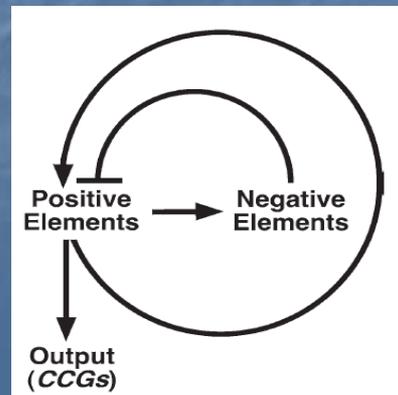
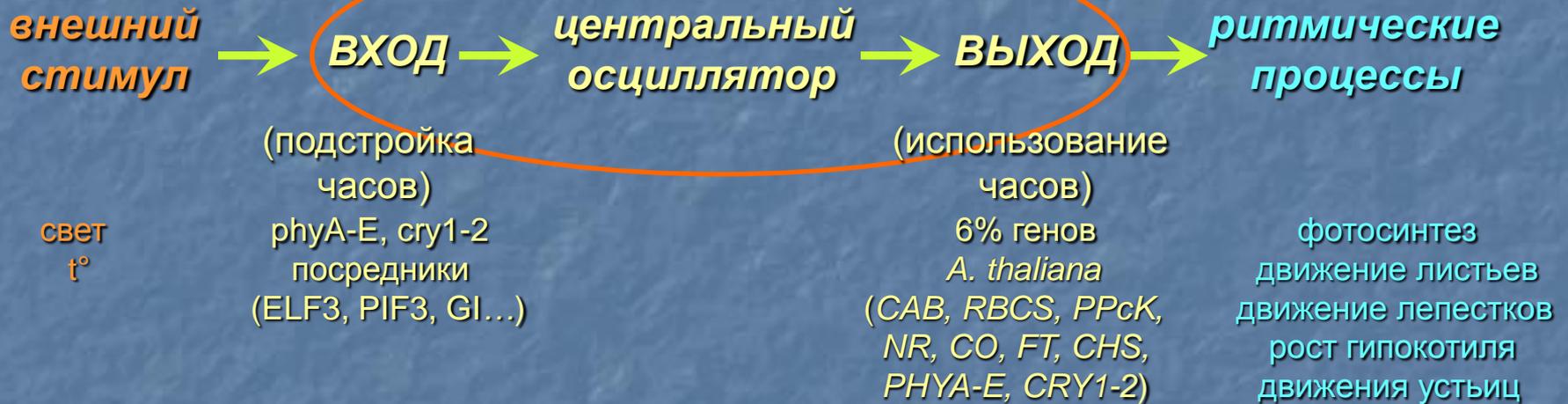


- a. Экспрессия некоторых генов подчинена циркадным ритмам. Гены, кодирующие хлорофилл-а/в-связывающие белки светособирающего комплекса (*Lhcb*, *CAB*), нитрат-редуктаза (*NIA2*). Часы координируют метаболизм для максимального уровня фотосинтеза.
- b. Цитозольные концентрации свободного кальция осциллируют согласно циркадным ритмам у *Arabidopsis*
- c. Часы регулируют фосфорилирование некоторых белков. Циркадная активность киназы, которая фосфорилирует ФЕП-карбоксилазу (*Kalanchoe fedtschenkoi*)
- d. движения хлоропластов (*Arabidopsis*);
- e. открывание устьиц (*Arabidopsis*);
- f. удлинение гипокотыля (*Arabidopsis*);
- g. Движения семядолей и листьев (*Arabidopsis*):
- h. раскрытие цветков (*Kalanchoe*):
- i. синхронизация процессов, связанных с развитием - например, времени цветения. Мутации в генах, связанных с часами изменили фотопериодический контроль цветения.

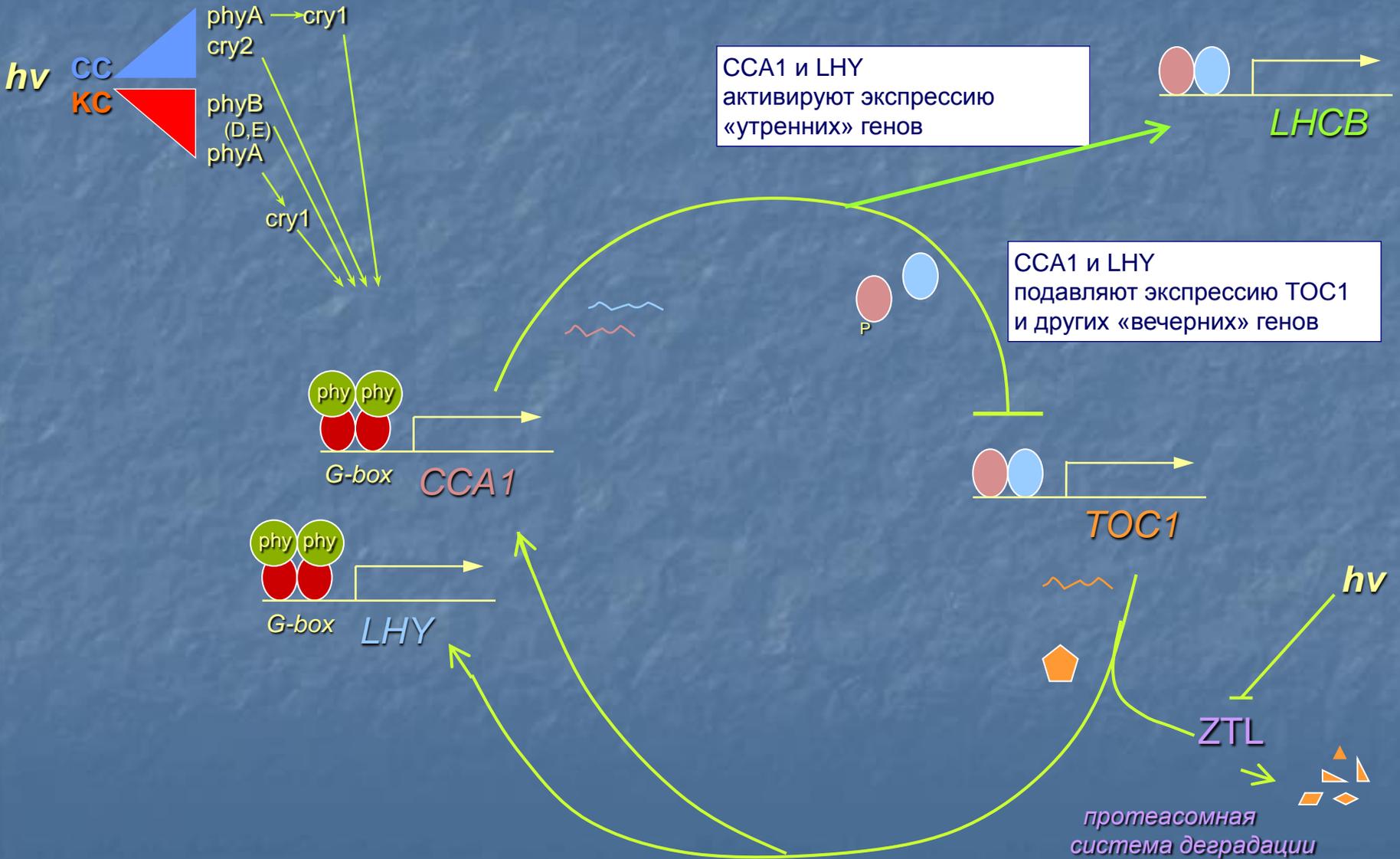
Компоненты системы «биологических часов»



Биологические часы



Биологические часы растений: циркадный осциллятор (упрощённая модель)



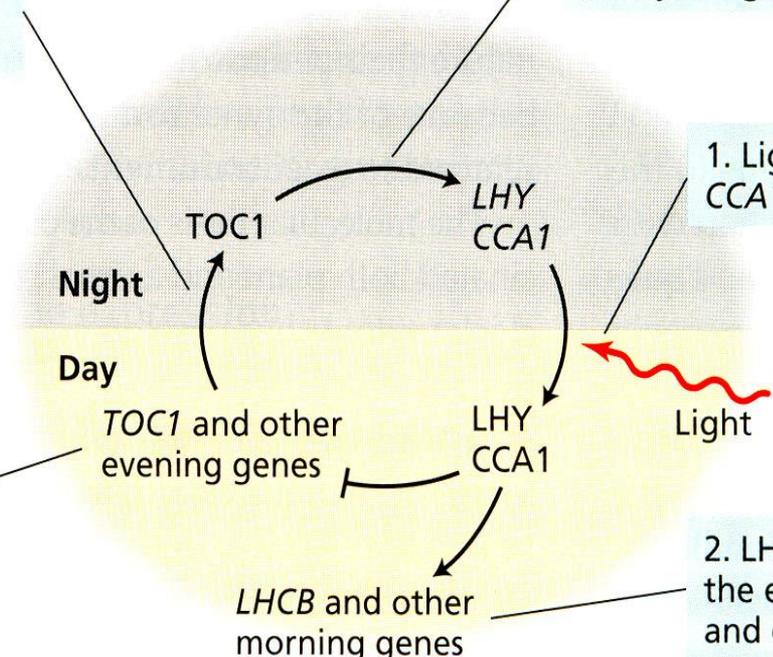
Модель циркадного осциллятора Арабидопсиса.

4. Progressive reduction of *LHY* and *CCA1* expression levels during the day allows *TOC1* transcript levels to rise and reach maximum levels toward the end of the day.

5. *TOC1* augments the expression of *LHY* and *CCA1*, which reach maximum levels at dawn, starting the cycle again.

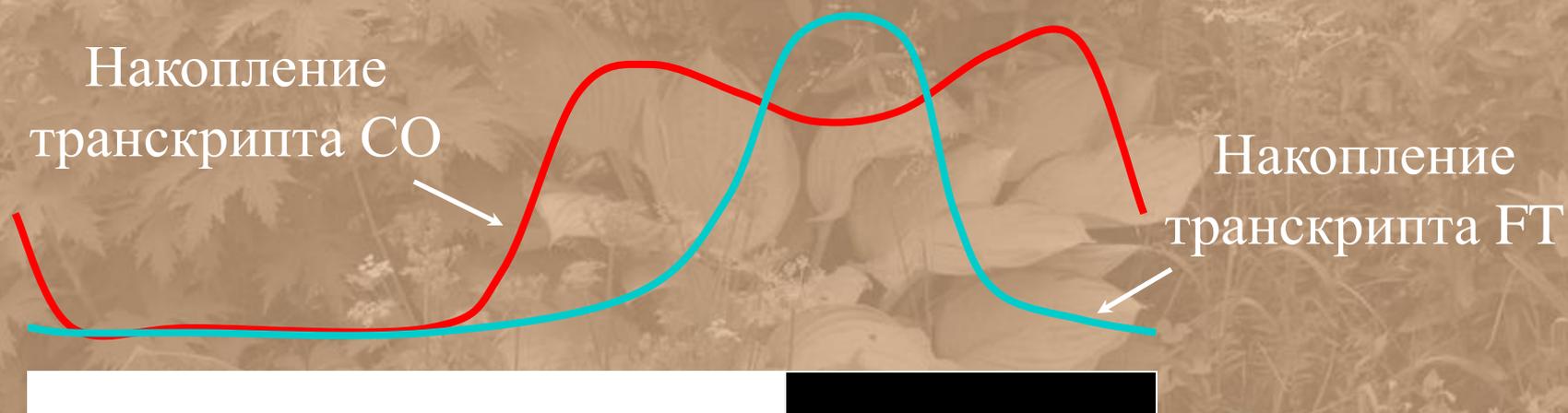
3. *CCA1* and *LHY* repress *TOC1* and other evening genes.

1. Light activates *LHY* and *CCA1* expression at dawn.

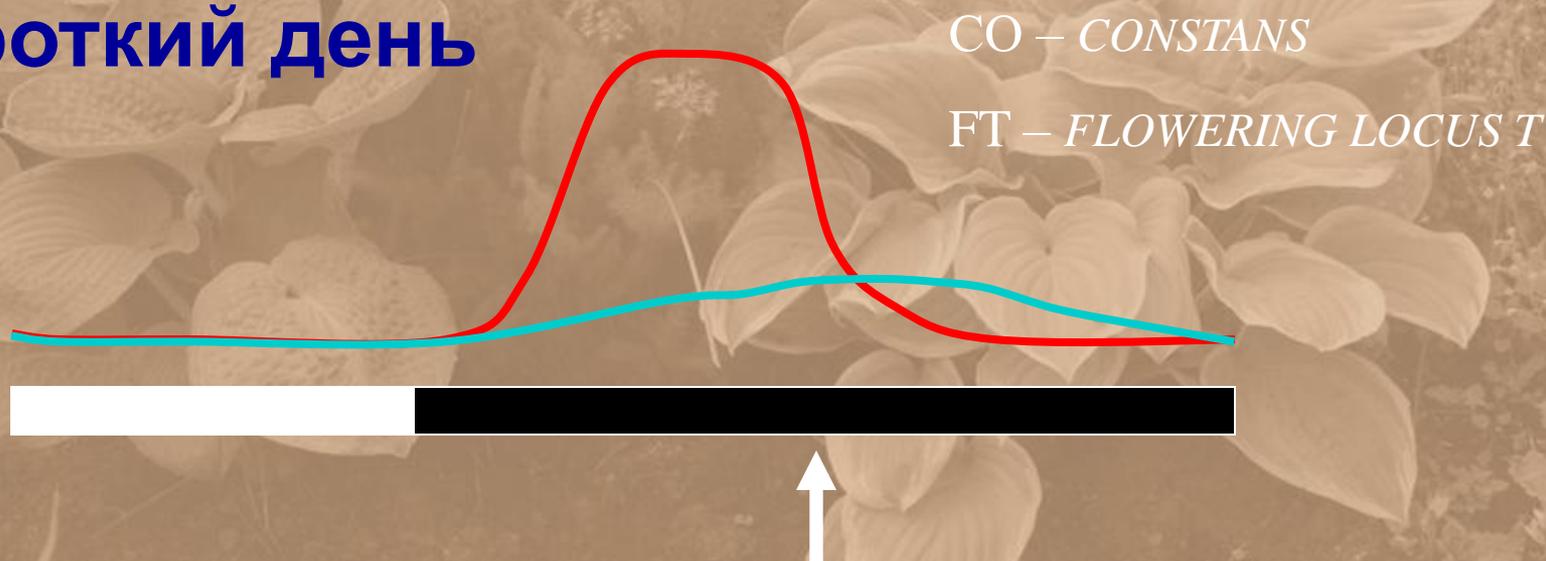


2. *LHY* and *CCA1* activate the expression of *LHCB* and other morning genes.

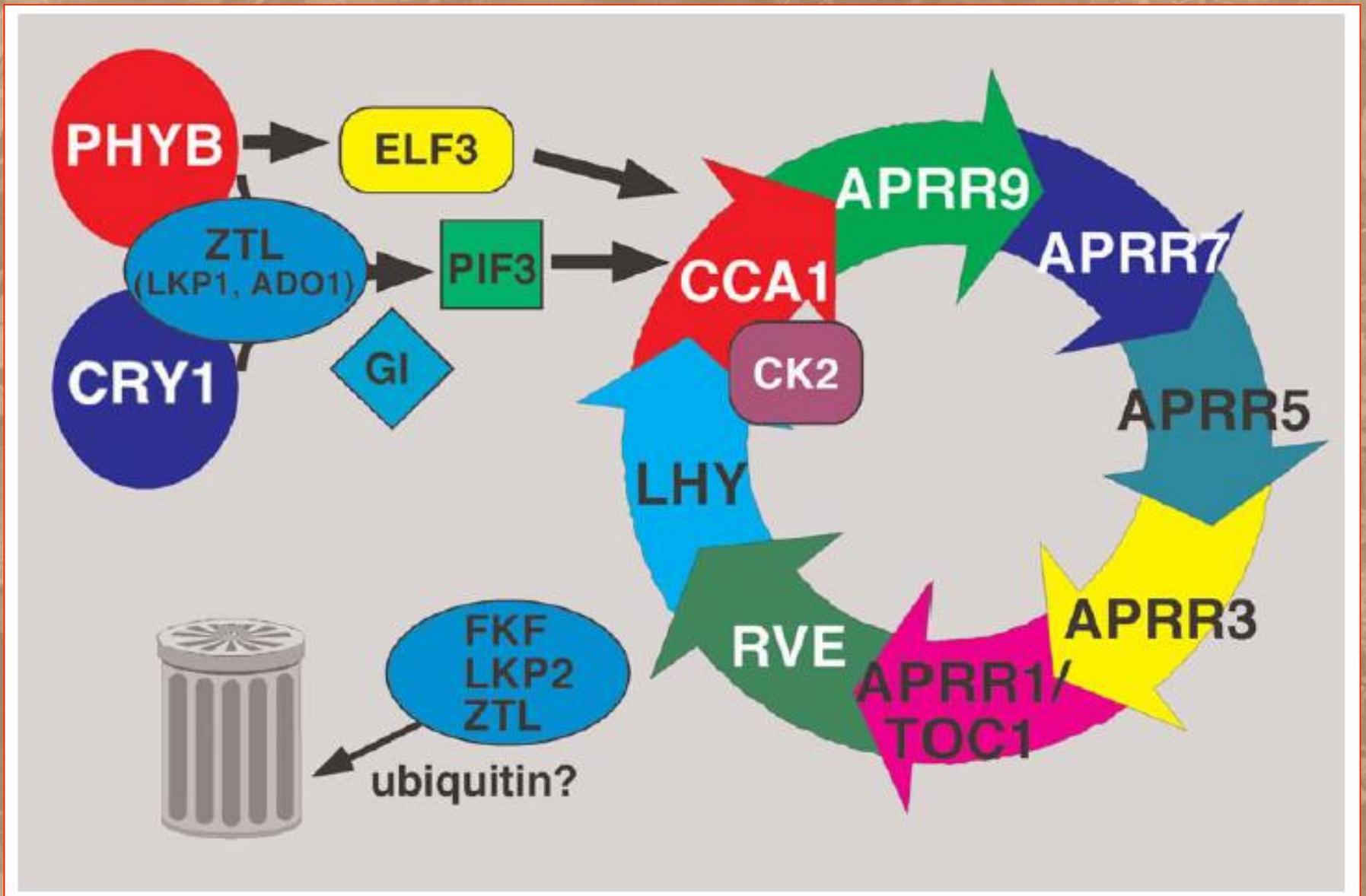
Длинный день

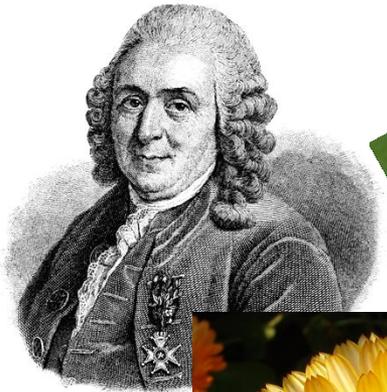


Короткий день



Модель циркадной системы *Arabidopsis*





10 утра



9-10 утра



12 дня



1 дня



3 дня



8 утра



4 дня



7 утра



5 утра



4 утра



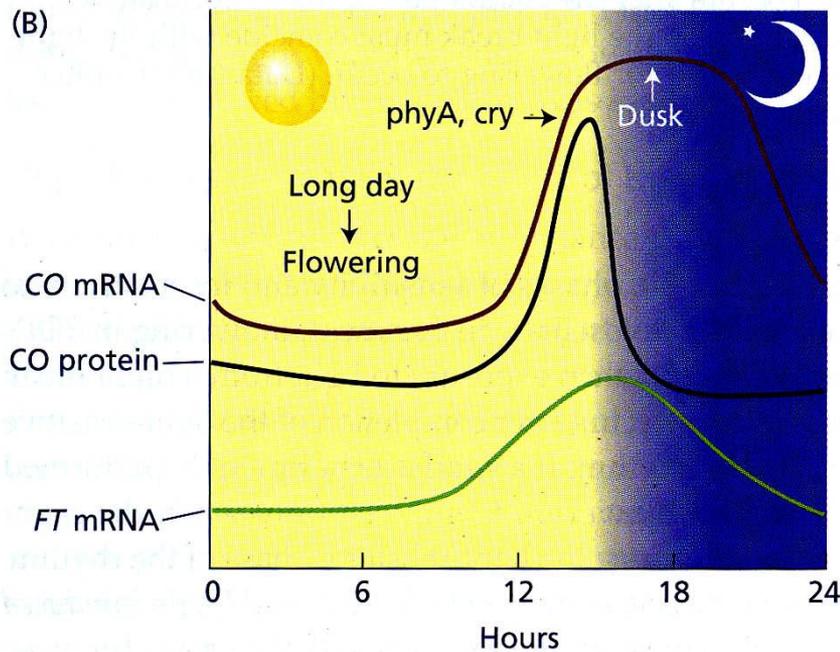
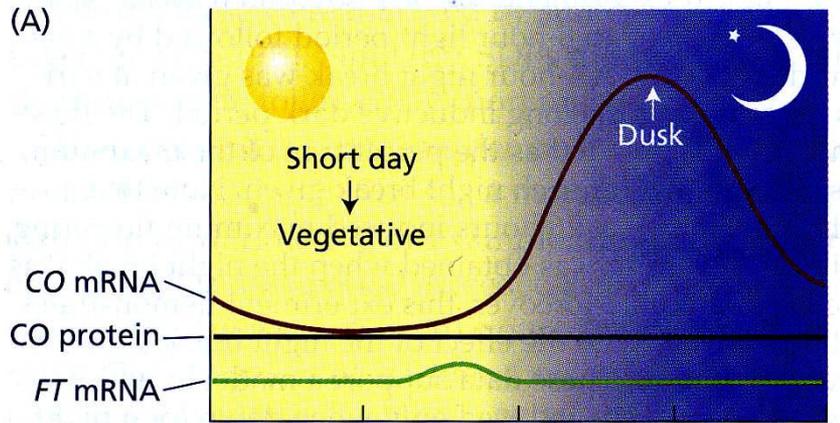


ЦВЕТОЧНЫЕ ЧАСЫ

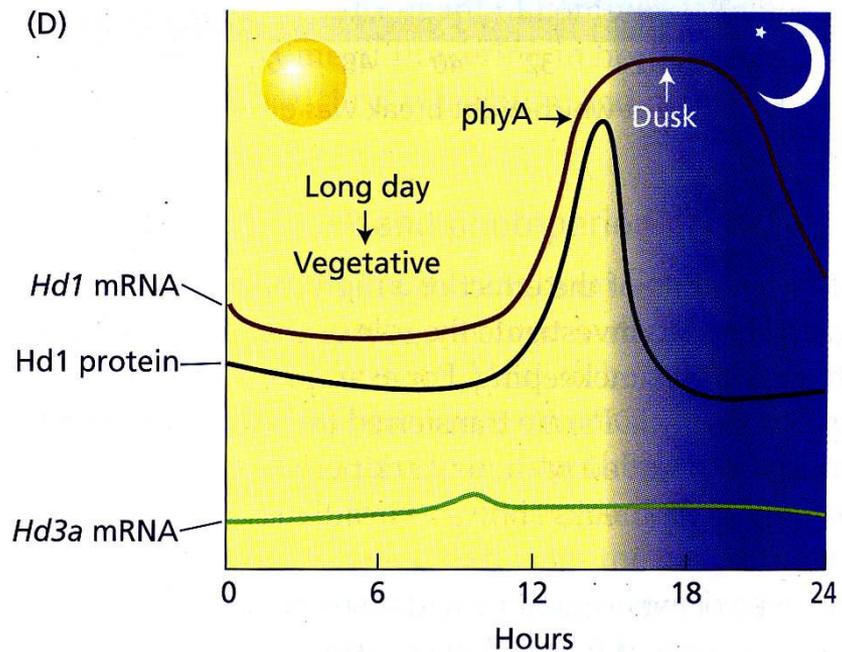
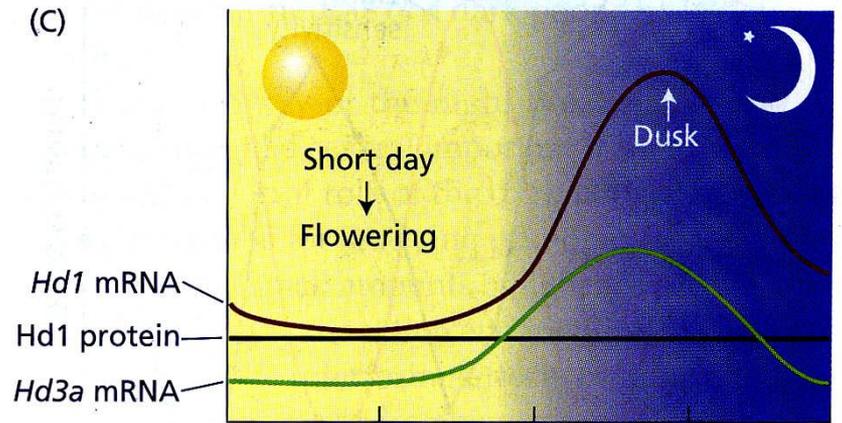


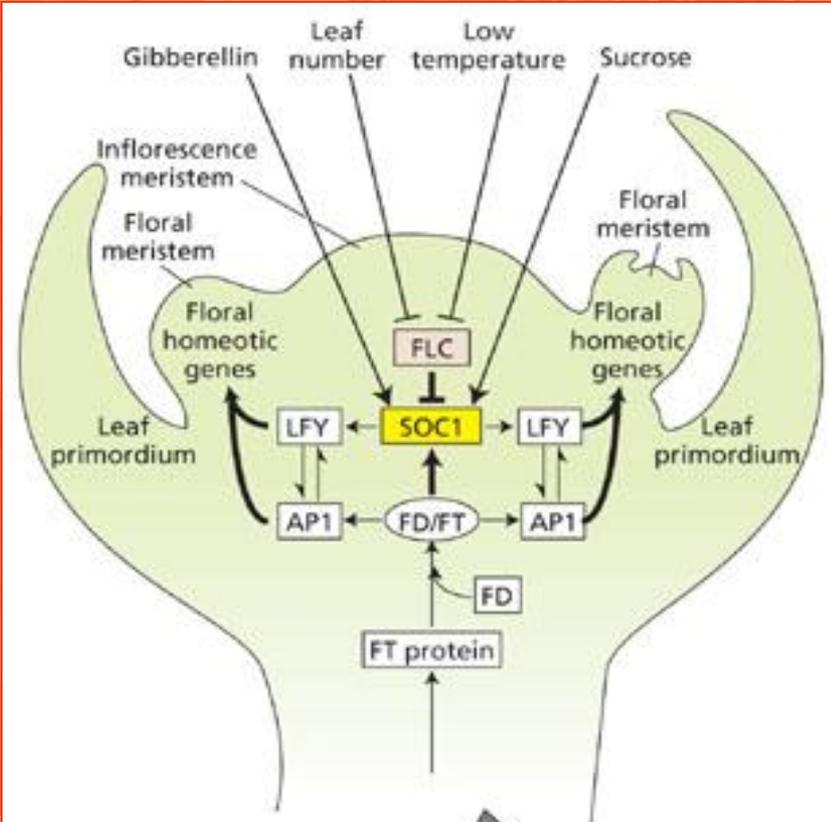
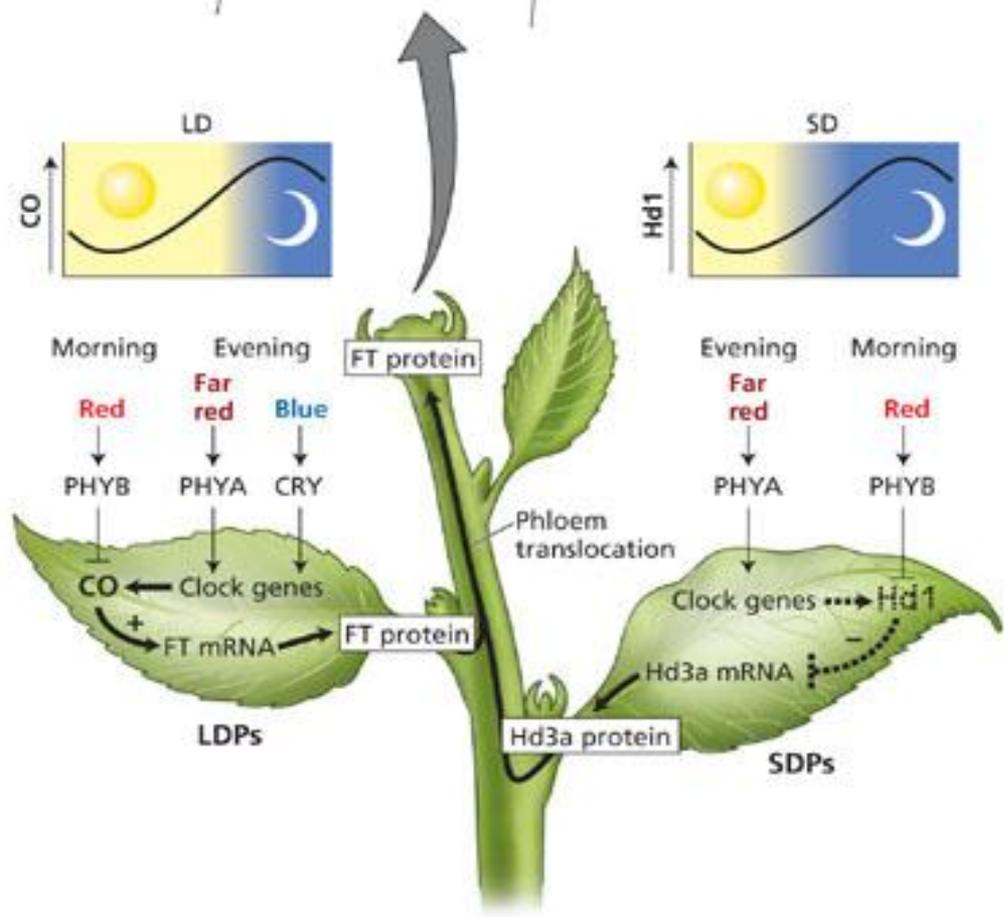
Общая схема регуляции цветения

Arabidopsis



Rice





Регуляция клубнеобразования длиной дня

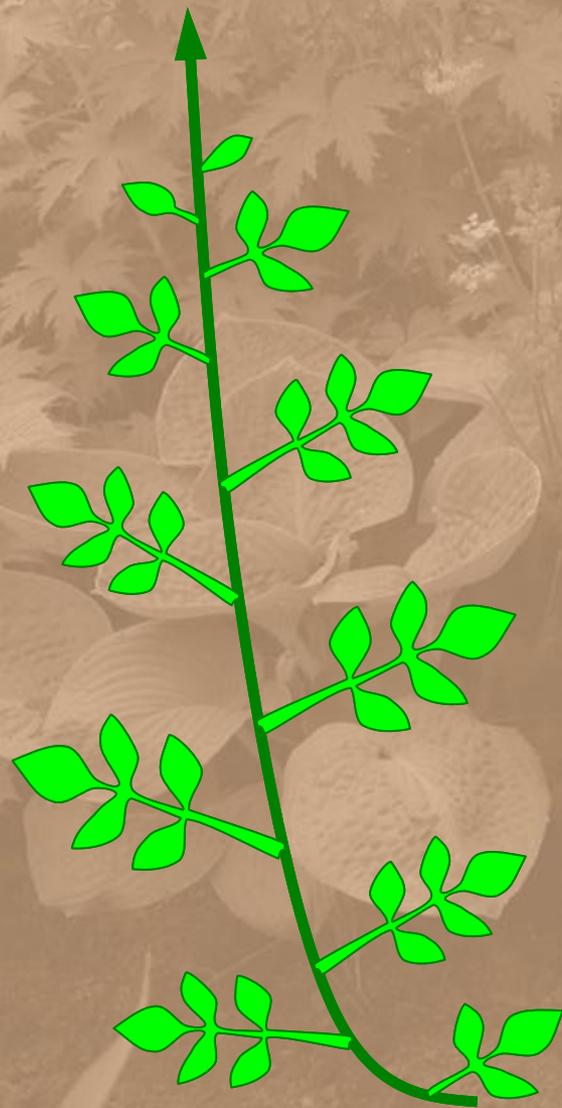


Регуляция листопада длиной дня



Термопериодизм

1-й год роста побега



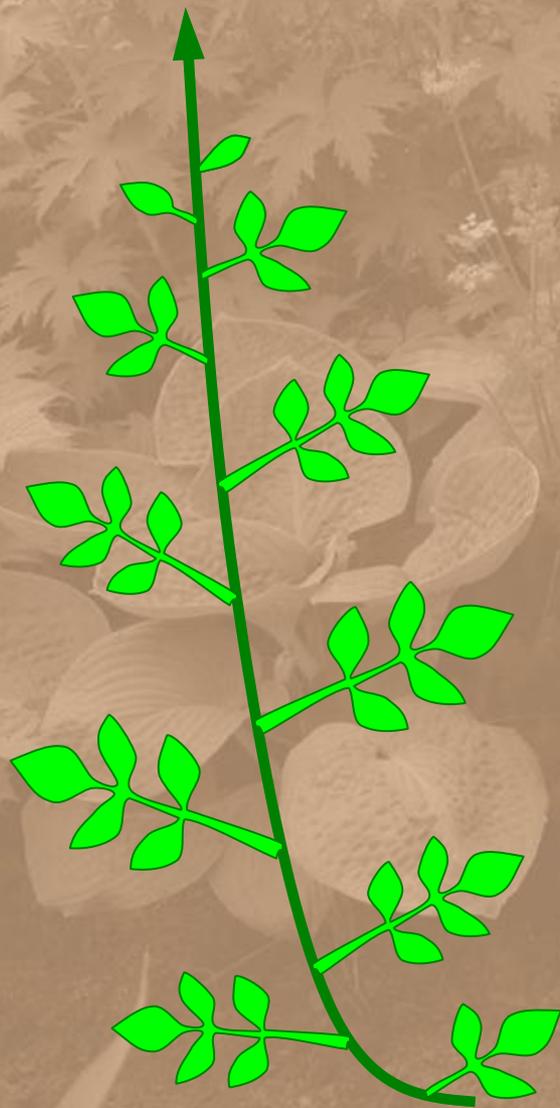
Зимовка



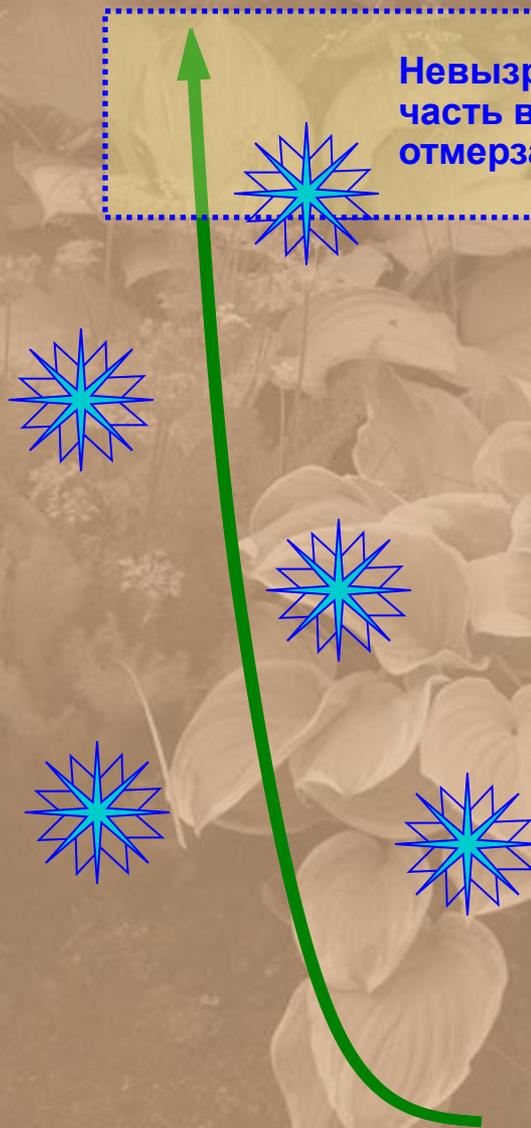
Розы однократного цветения

Термопериодизм

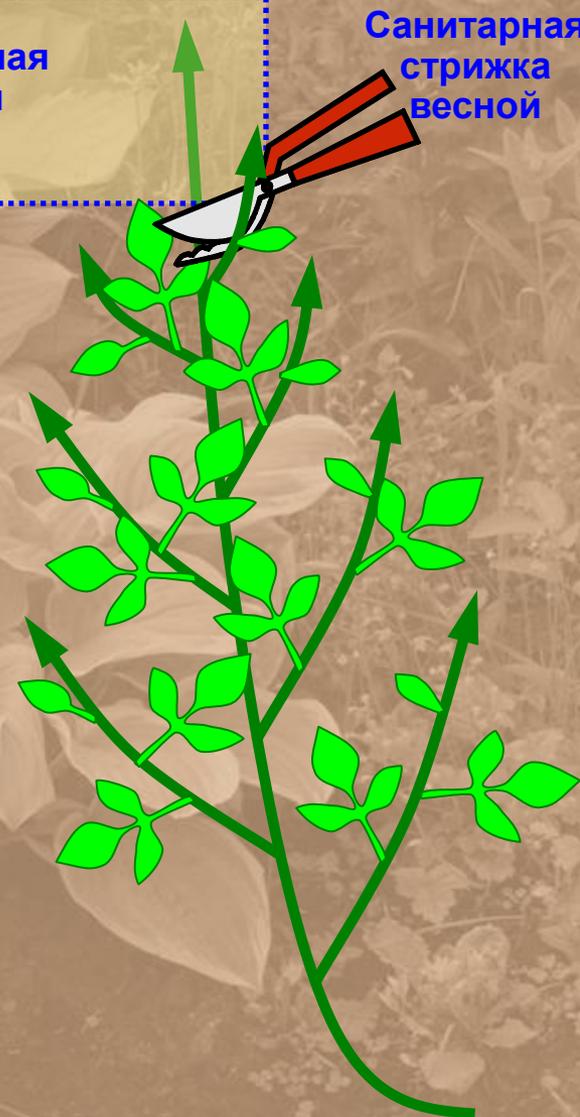
1-й год роста побега



Зимовка



2-й год роста побега



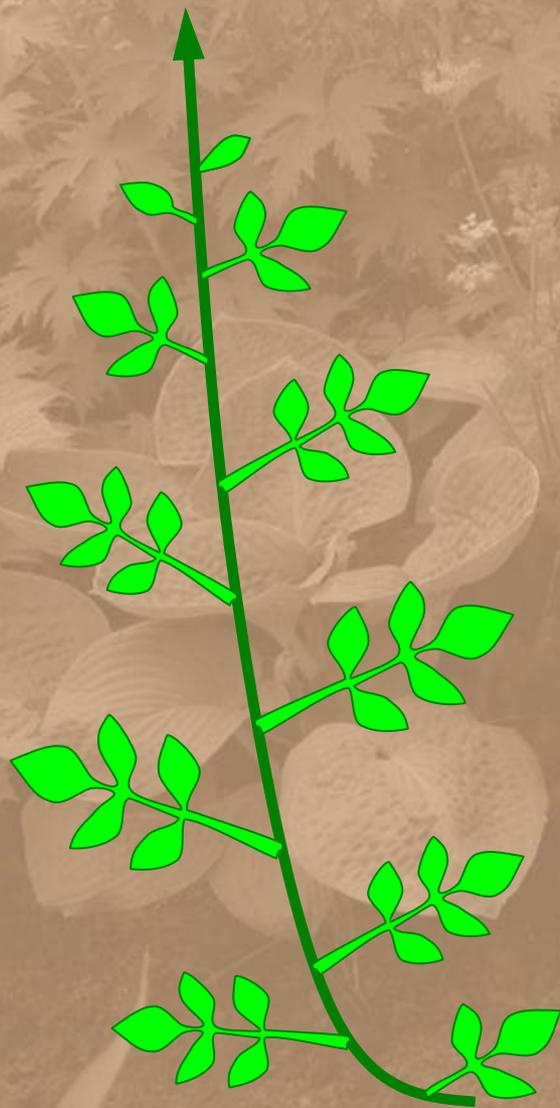
Розы однократного цветения

Невызревшая
часть ветки
отмерзает

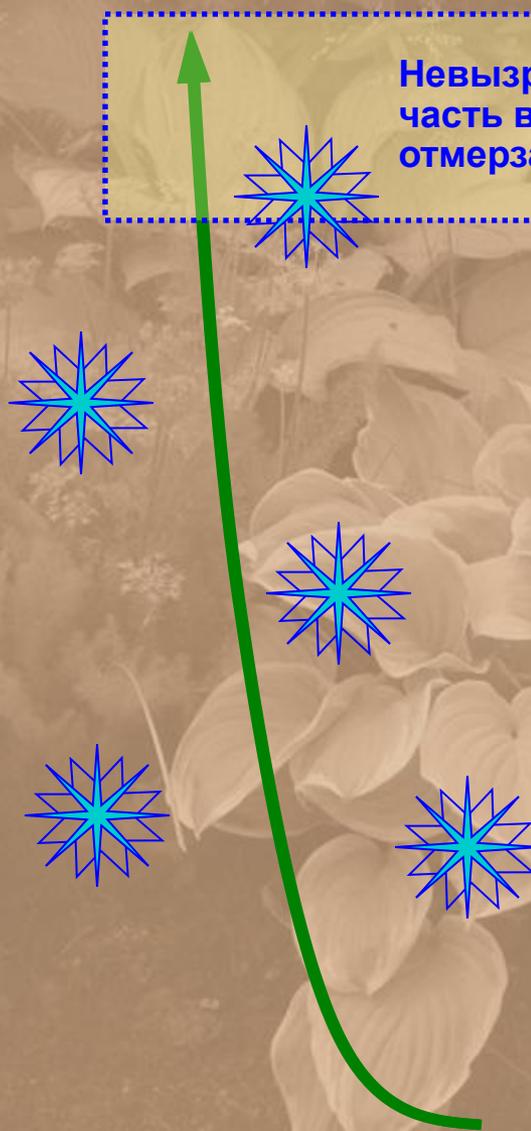
Санитарная
стрижка
весной

Термопериодизм

1-й год роста побега



Зимовка



2-й год роста побега



Невызревшая
часть ветки
отмерзает

Санитарная
стрижка
весной

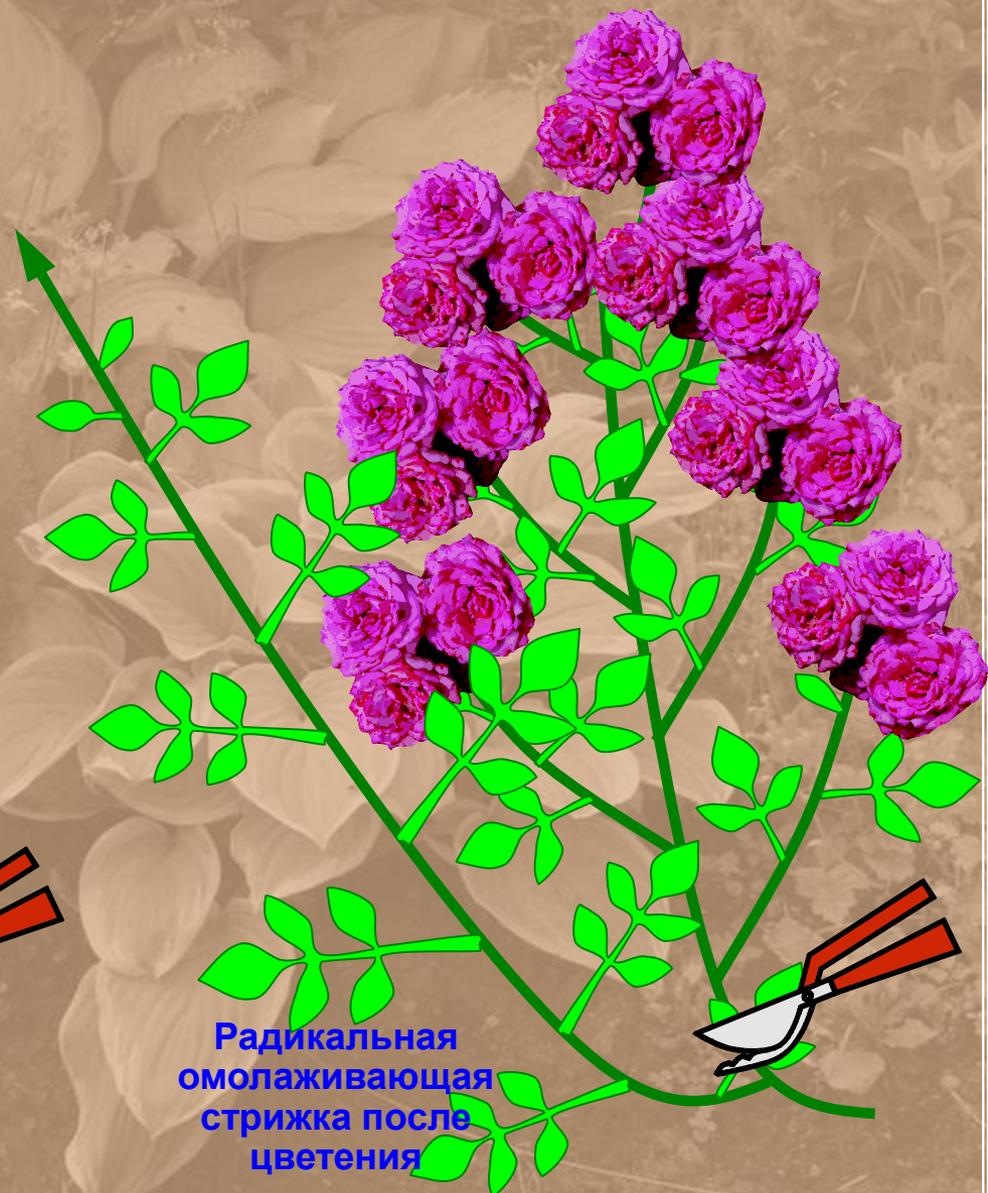
Термопериодизм

1-й год роста побега



Розы однократного цветения

2-й год роста побега



Радикальная
омолаживающая
стрижка после
цветения

- Жизненная

- форма: трава



- Жизненная

- форма: трава



- Жизненная

- форма: трава



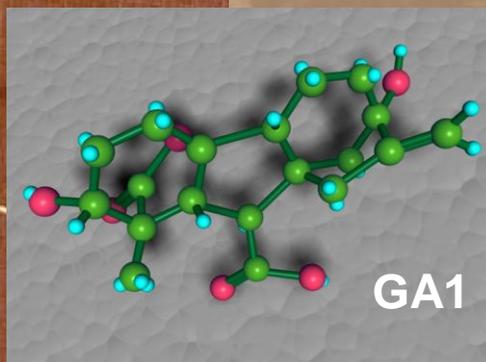
- Жизненная

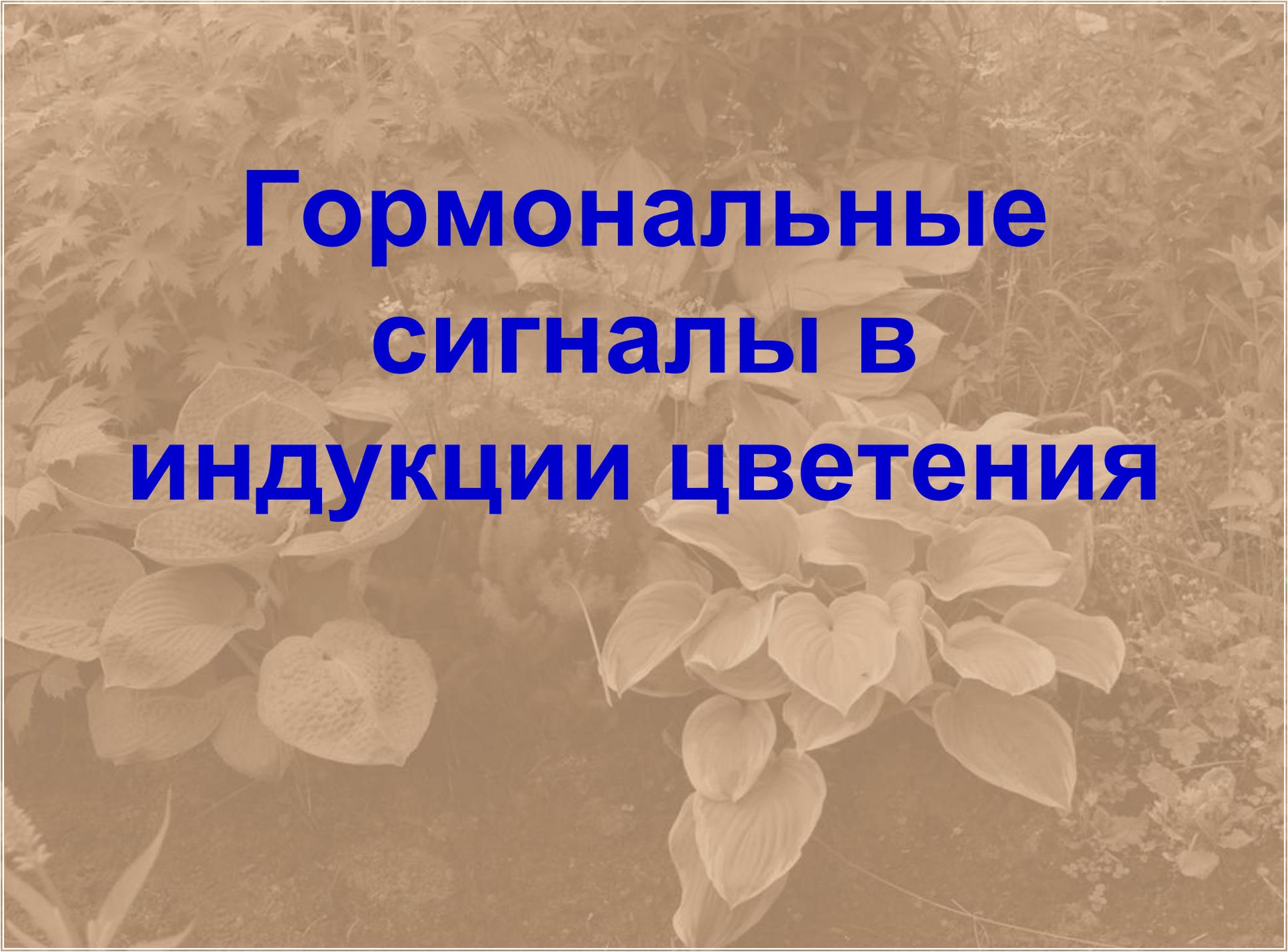
- форма: трава



Гиббереллины

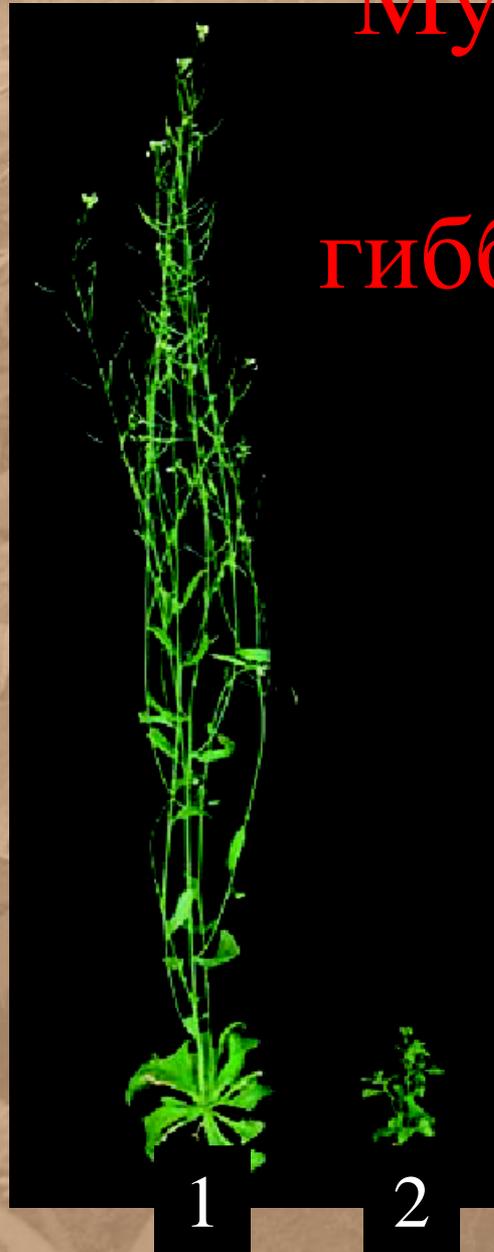
Гиббереллины и фотопериодизм





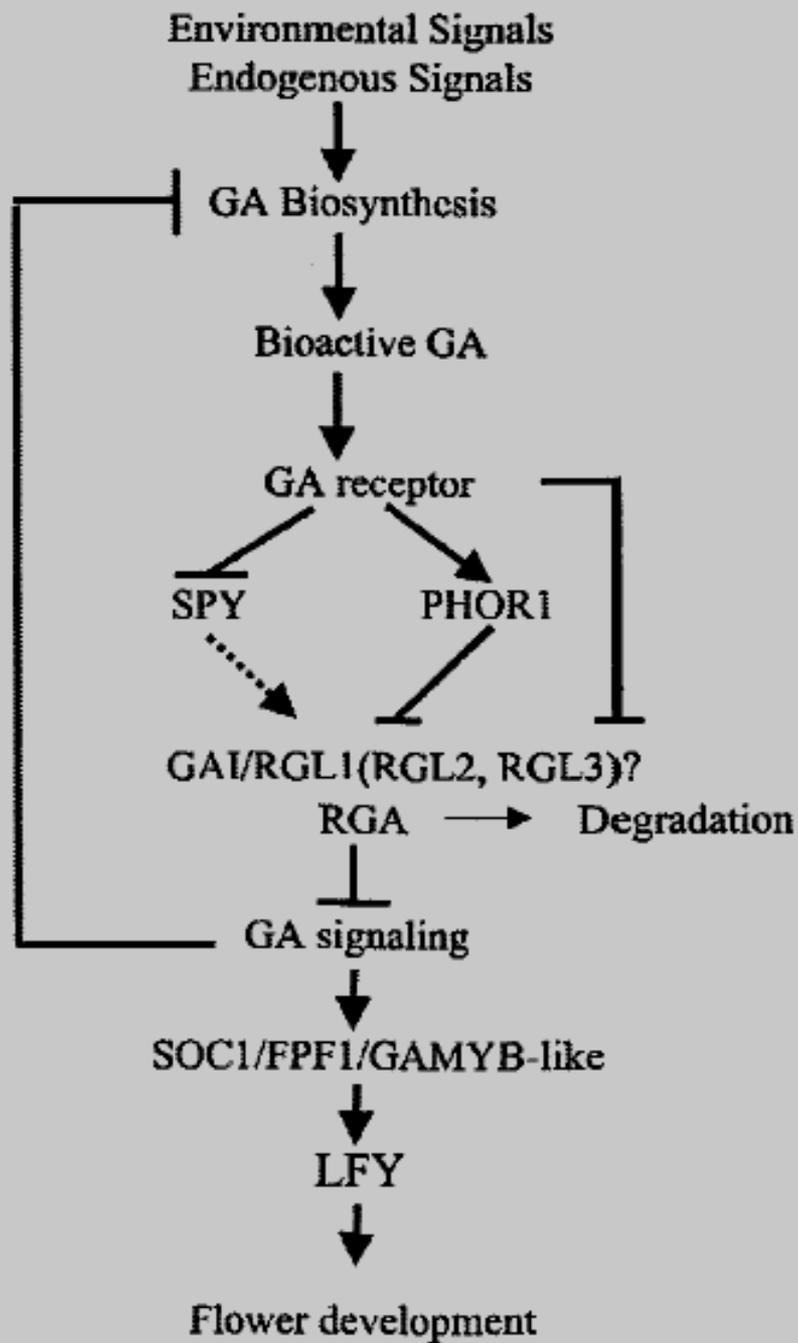
Гормональные сигналы в индукции цветения

Мутации, нарушающие синтез
или передачу сигнала от
гибберелинов сильно влияют на
цветение

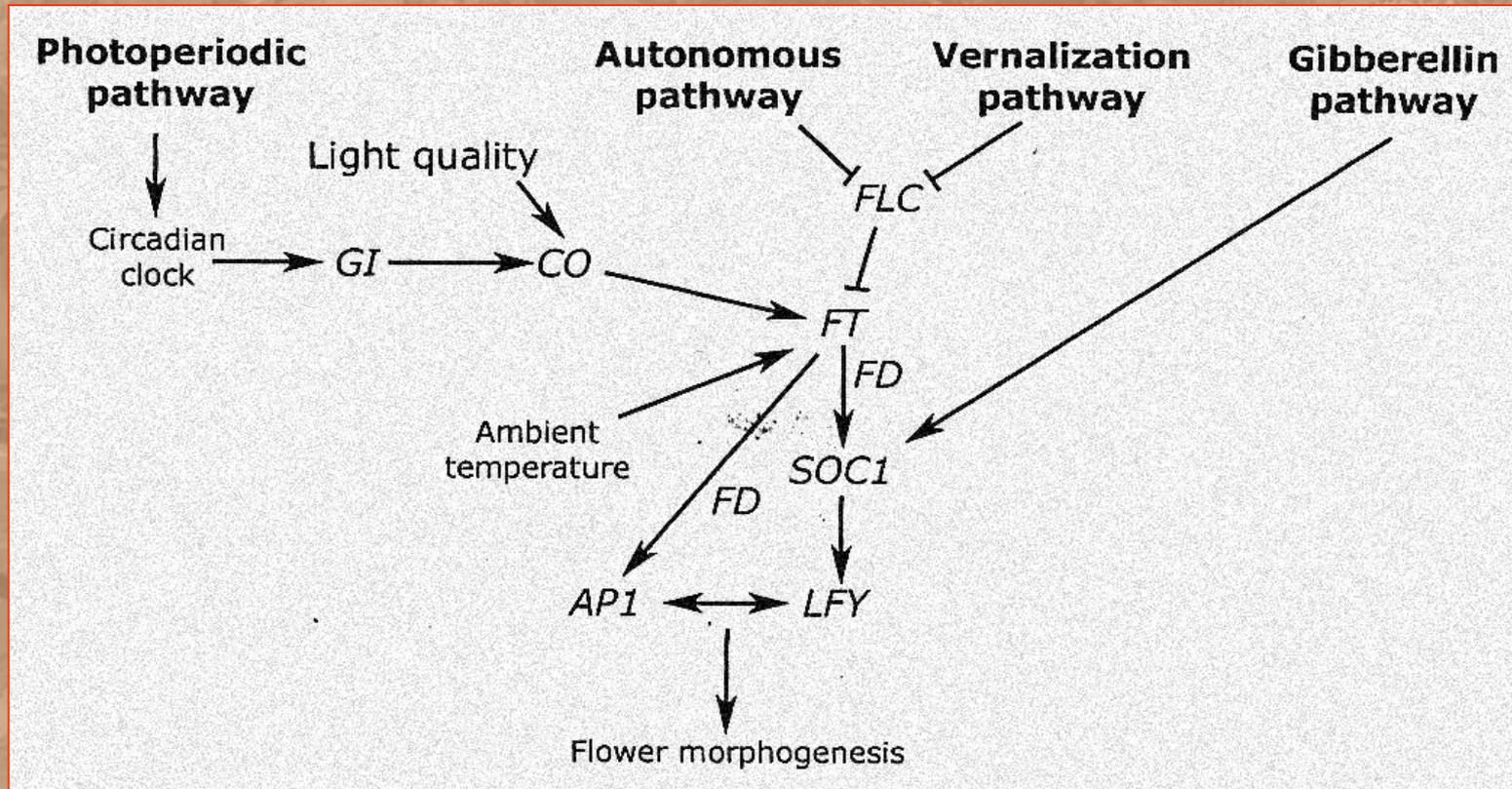


1 – дикий тип *A.t.*

2 – мутант *gal-3* (нарушен один из ранних этапов биосинтеза ГК)



Регуляция индукции цветения у Арабидопсиса



GI – Gigantea. Кодирован большой белок неизвестной функции, локализованный в ядре. Консервативен, найден у голо- и покрытосеменных. У животных нет.

CO – Constans. Кодирован трансфактор – «В-box - цинковые пальцы», активирует гены определяющие время цветения

FLC – Flowering locus C. Трансфактор с MADS боксом. Мощный репрессор цветения

FT - Flowering locus F. Небольшой белок 23 kDa. Он может транспортироваться по флоэме. **Флориген?**

FD – трансфактор с bZIP

SOC1 – Suppressor of overexpression of CO1.

Индукция цветения происходит в результате активации гена LFY

- Транскрипционный фактор, обеспечивающий запуск «флоральных» транскрипционных регуляторов считается одним из первых маркеров цветочной меристемы
- Активируется гиббереллин-зависимым MYB-транскрипционным фактором (пока не охарактеризованным)
- Является «точкой схождения» разных путей сигналинга, влияющих на переход к цветению