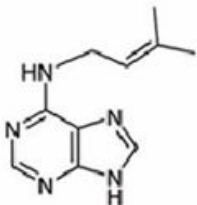
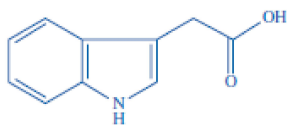


производные
аденина

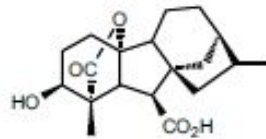


ЦИТОКИНИНЫ

производные
триптофана

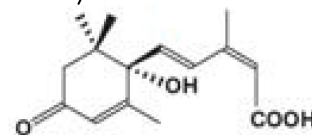


ауксины



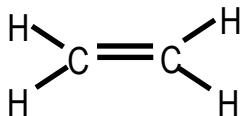
гиббереллины

терпеноиды



**абсцизовая
кислота (АБК)**

газообразный
углеводород



ЭТИЛЕН

Фитогормоны

CLE-пептиды

**системин
ENOD-40
POLARIS
etc.**

короткие
пептиды

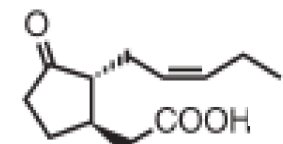
жасмонаты

**салициловая
кислота**

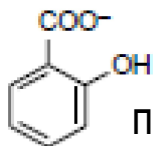
**брасино-
стероиды**

**стриго-
лактоны**

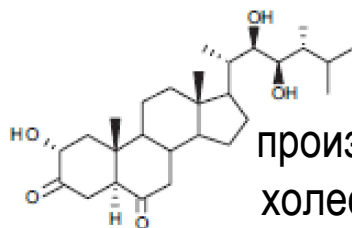
производные
каротиноидов



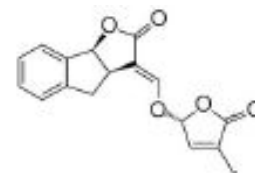
ОКСИЛИПИНЫ

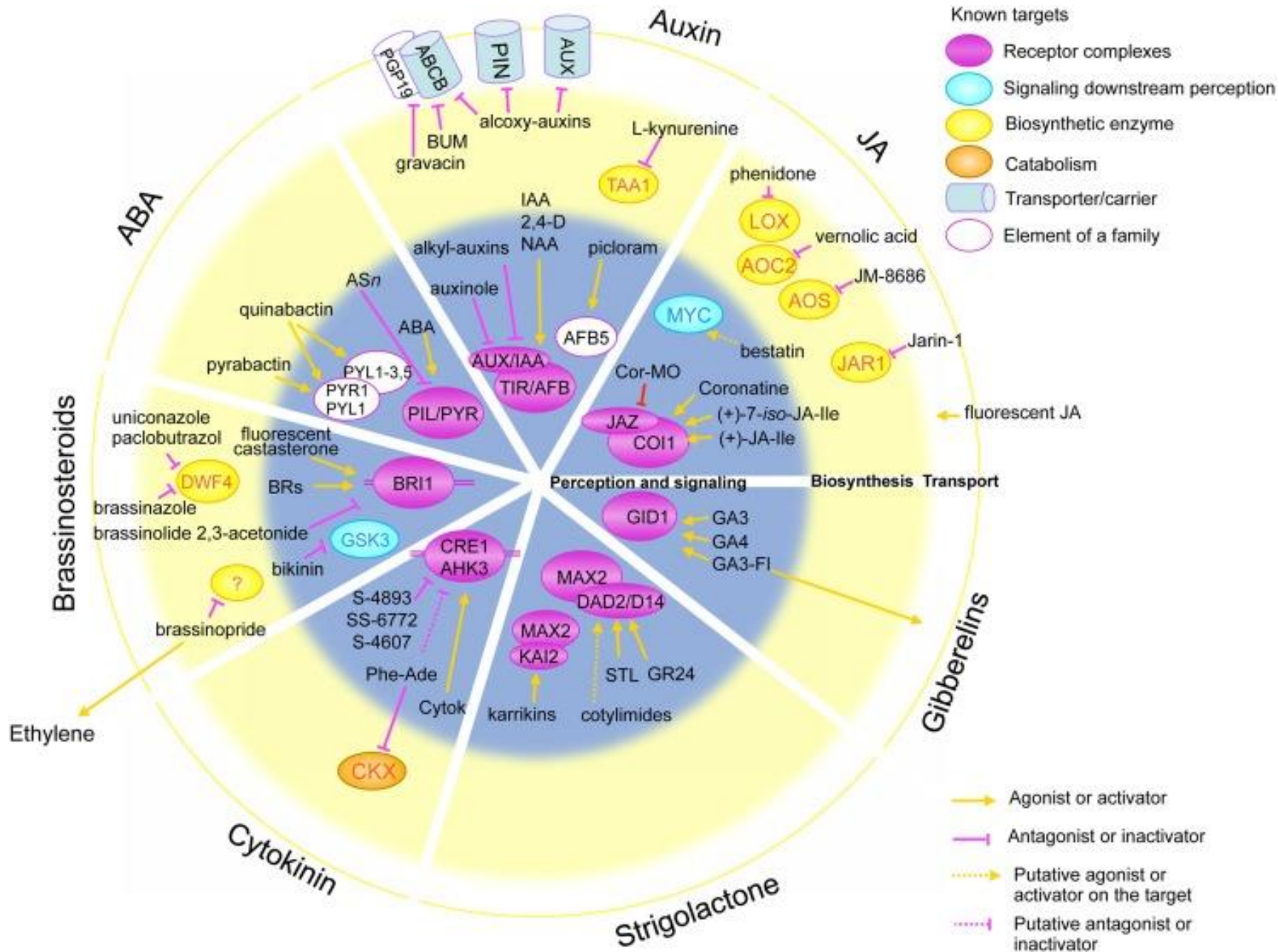


производная
хоризмата



производные
холестерола





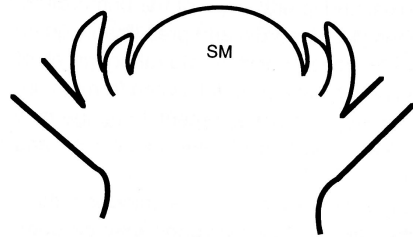
Пептидные гормоны растений:

- Системины
- CLE-пептиды
- Фитосульфокнины
- SCR/SP11
- RALF
- EPF
- ENOD40
- POLARIS (PLS)
- IDA
- ROT4/DVL1
- CLEL/GLV

- Системная устойчивость
- Развитие меристем
- Деление клеток
- Самонесовместимость
- Системная устойчивость
- Развитие устьиц
- Симбиоз с ризобиями
- Развитие сосудов
- Опадение цветков и листьев
- Развитие листовой пластинки
- Развитие корня

Мутанты по генам *CLV1*, *CLV2*, *CLV3* (*CLAVATA*)

Clavatus –лат. «булавовидный»



Увеличение АМ побега



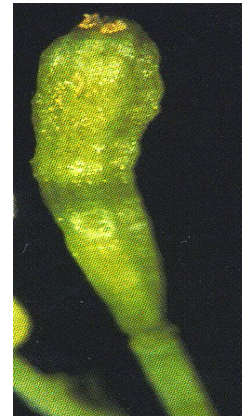
мноколистная розетка



фасциация стебля



увеличение числа органов цветка



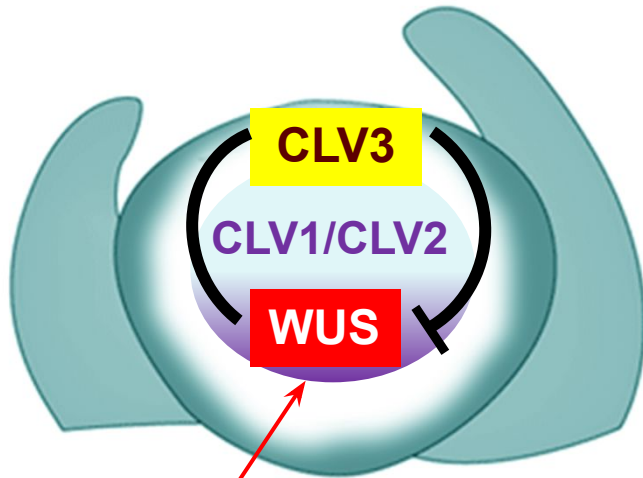
увеличение числа плодолистиков



Плод «матрешка»

Регуляция активности меристемы побега системой

WUS-CLAVATA



организующий центр (ОЦ)
меристемы

Компоненты сигнального каскада:

.POL/PLL (POLTERGEIST) -
протеинфосфатаза PP2C
(положительный регулятор WUS)

.MAP-киназы

.Малая ГТФаза ROP (Rho in Plant)
(негативные регуляторы WUS)

В какой последовательности и как
действуют - неизвестно!

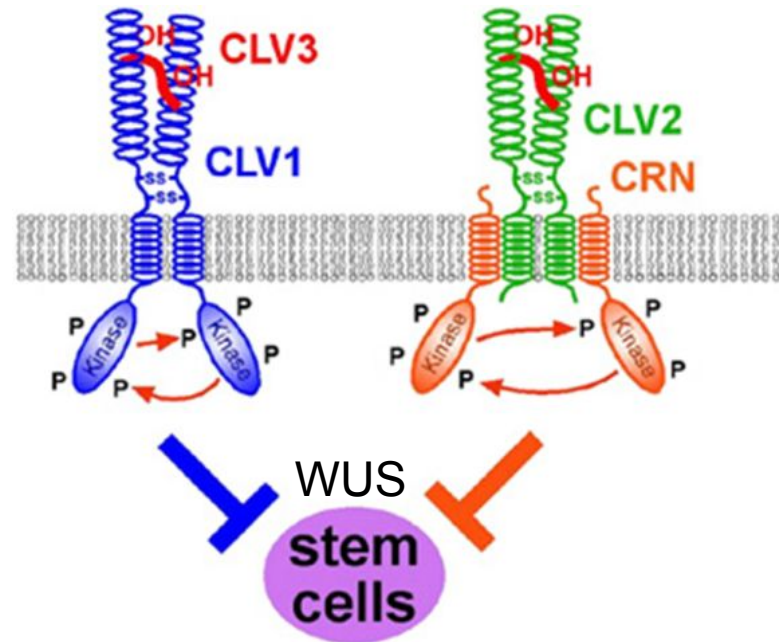
Система CLAVATA (CLV):

CLV3 – лиганд (пептид из 12 аминокислот)

CLV1/CLV1 – рецептор (гомодимер)

CLV2/CRN – рецептор (гетеродимер)

Ser/Thr
рецептор
ные
киназы



CLV3 – представитель семейства CLE-пептидов

(CLE = CLAVATA 3/ ENDOSPERM SURROUNDING REGION)

Про-CLE-пептид (около 120 а.к.)



Процессинг пептида →

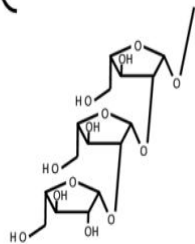
LRTVPSGPDPLHHH

мature CLV3
(12 а.к.,
соответствующие
CLE-домену)

1 RTVP*SGP*DPLHH 12

1 RTVP*SGP*DPLHHH 13

P*:
hydroxyproline

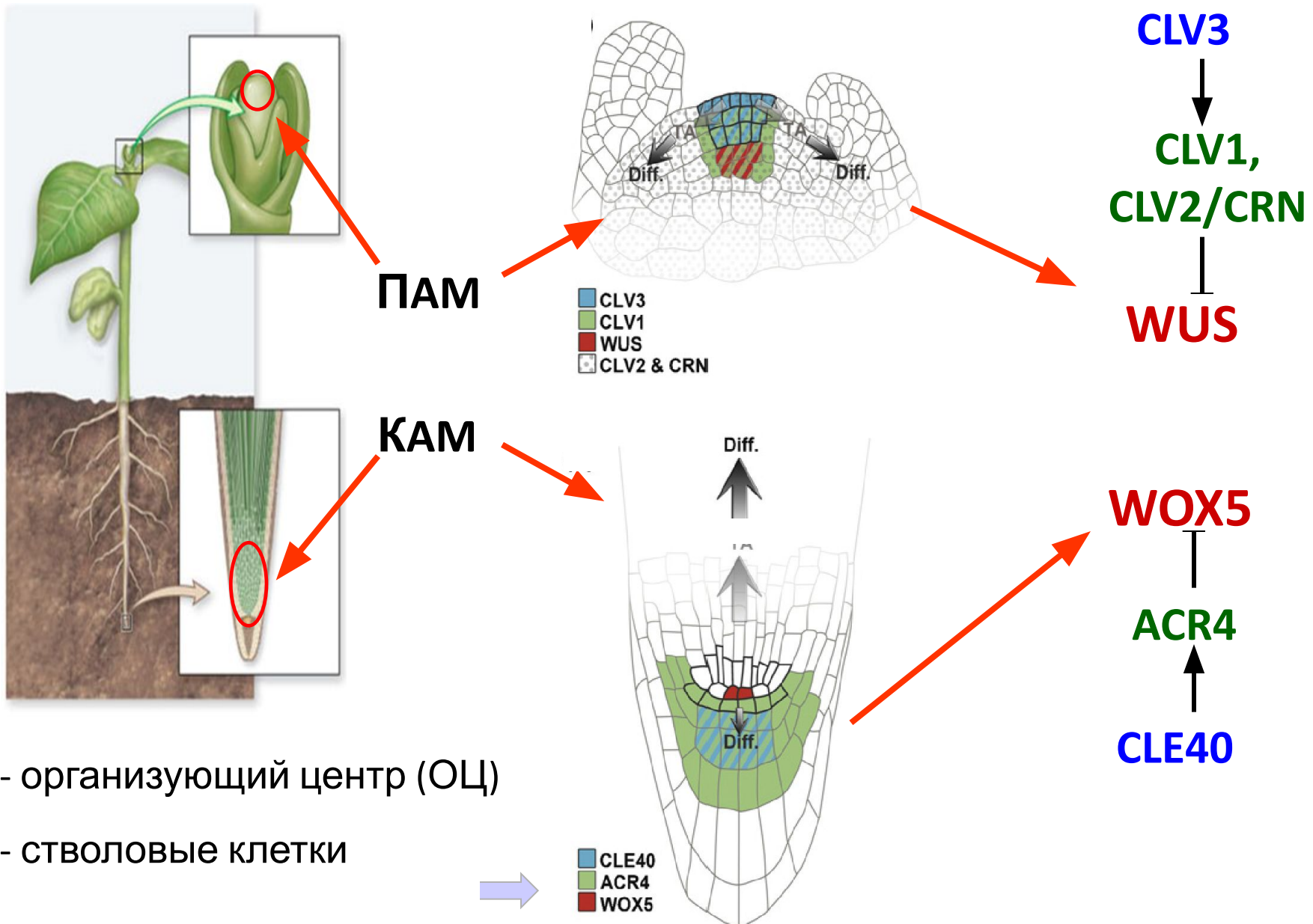


B
group

A
group

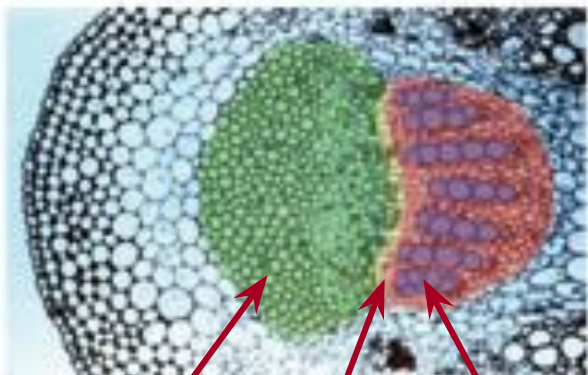
		RAM	TE
CLE41/44	HEVPSGPNPISN	-	++
CLE42	HGVPSGPNPISN	-	++
CLE46	HKHPSGPNPTGN	-	-
CLE1/3/4	RLSPGGPDPRHH	+	-
CLE2	RLSPGGPDPOHH	+	-
CLE5/6	RVSPGGPDPOHH	+	-
CLE7	RFSPGGPDPOHH	+	-
CLV3	RTVPSGPDPLHH	++	-
CLE25	RKVPSGPDPIHN	++	-
CLE26	RKVPRGPDPIHN	++	-
CLE40	RQVPTGSDPLHH	++	-
CLE18	RQIPTGPDPLHN	++	-
CLE19	RVIPTGNPLHN	++	-
CLE21	RSIPTGNPLHN	++	-
CLE27	RIVPSCDPLHN	++	-
CLE45	RRVRRGSDPIHN	++	-
CLE8	RRVPTGNPLHH	++	-
CLE9/10	RLVPSGPNPLHN	++	-
CLE11	RVVPSGPNPLHH	++	-
CLE12	RRVPSGPNPLHH	++	-
CLE13	RLVPSGPNPLHH	++	-
CLE14	RLVPKGNPLHN	++	-
CLE16	RLVHTGNPLHN	++	-
CLE17	RVVHTGNPLHN	++	-
CLE20	RKVKTGSNPLHN	++	-
CLE22	RRVFTGNPLHN	++	-

Системы WOX-CLAVATA в регуляции развития апикальных меристем



CLE-пептиды группы В – **ПОЗИТИВНЫЕ** регуляторы развития латеральных меристем

Проводящий пучок

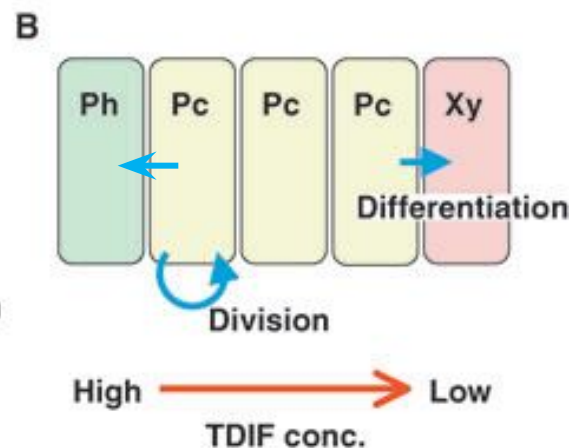
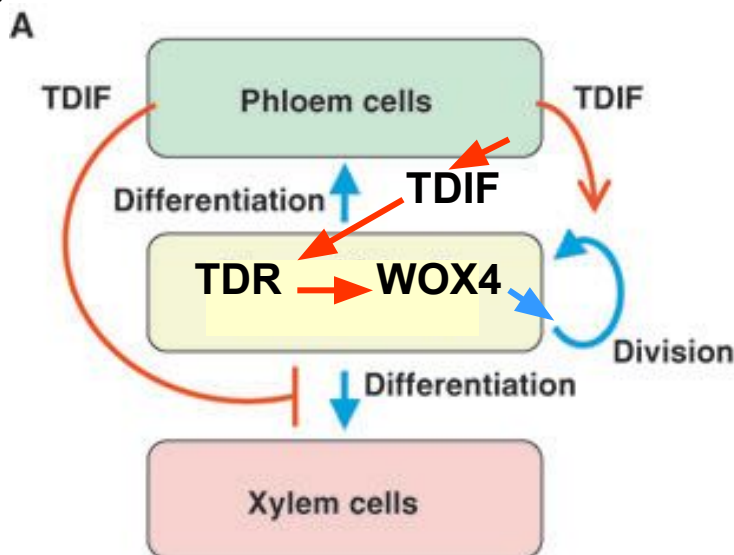


флоэма
камбий
(латеральная меристема)
ксилема

CLV3, CLE40 \longrightarrow \dashv WUS, WOX5 \longrightarrow stem cells

CLE41, 42, 44 \longrightarrow WOX4 \longrightarrow stem cells

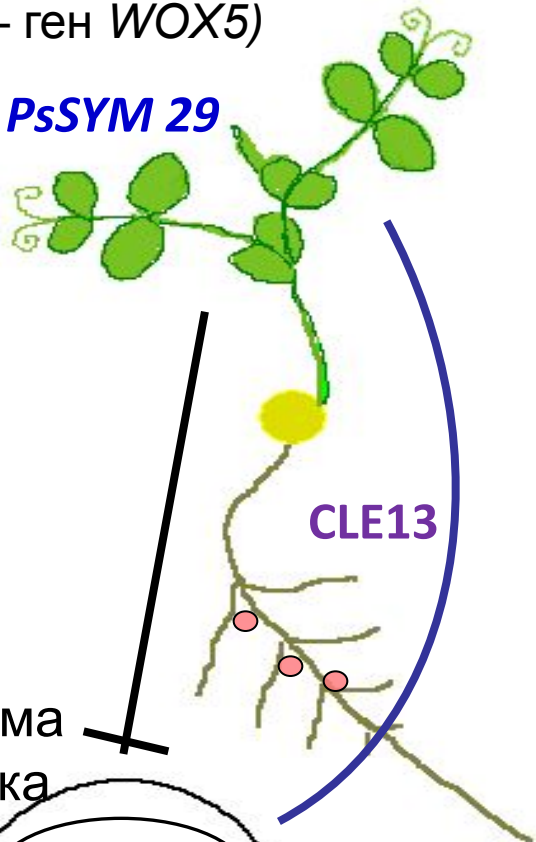
CLE-B (**CLE41/44/42**) = TDIF (Tracheary element Differentiation Inhibitory Factor)



Примеры действия CLE-пептидов в развитии

Меристема клубенька
(Мишень – ген *WOX5*)

CLV1-LK = PsSYM 29



Меристема
клубенька

WOX5

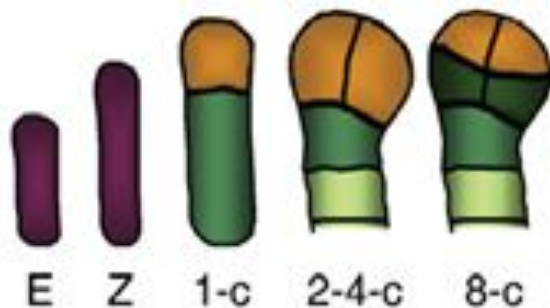


ДИКИЙ ТИП



sym29

Ранний эмбриогенез
(Мишень – ген *WOX8*)



- WOX2* and *WOX8*
- WOX2*
- WOX9*
- WOX8* and *WOX9*
- WOX8*

CLE8

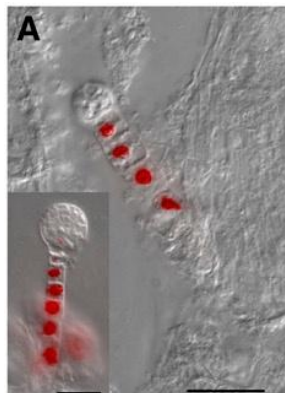
WOX8

wt

cle8

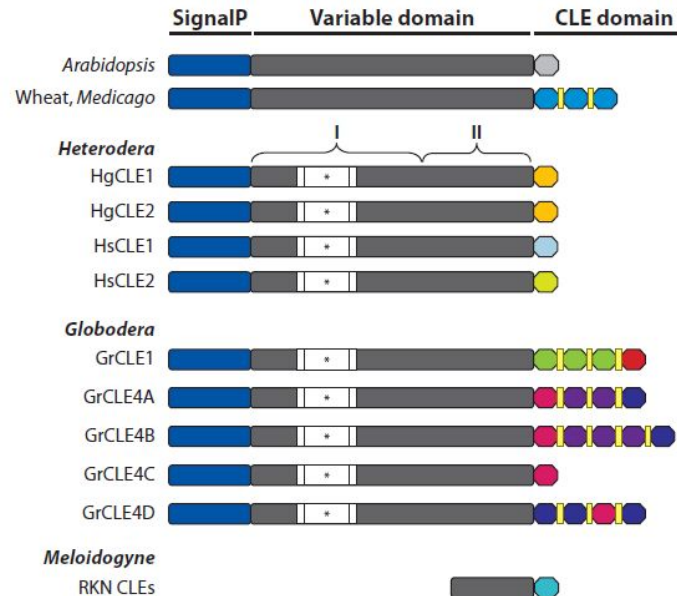
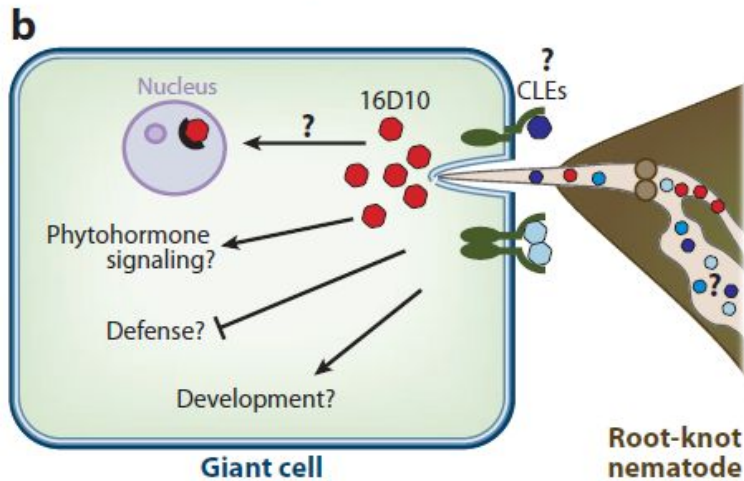
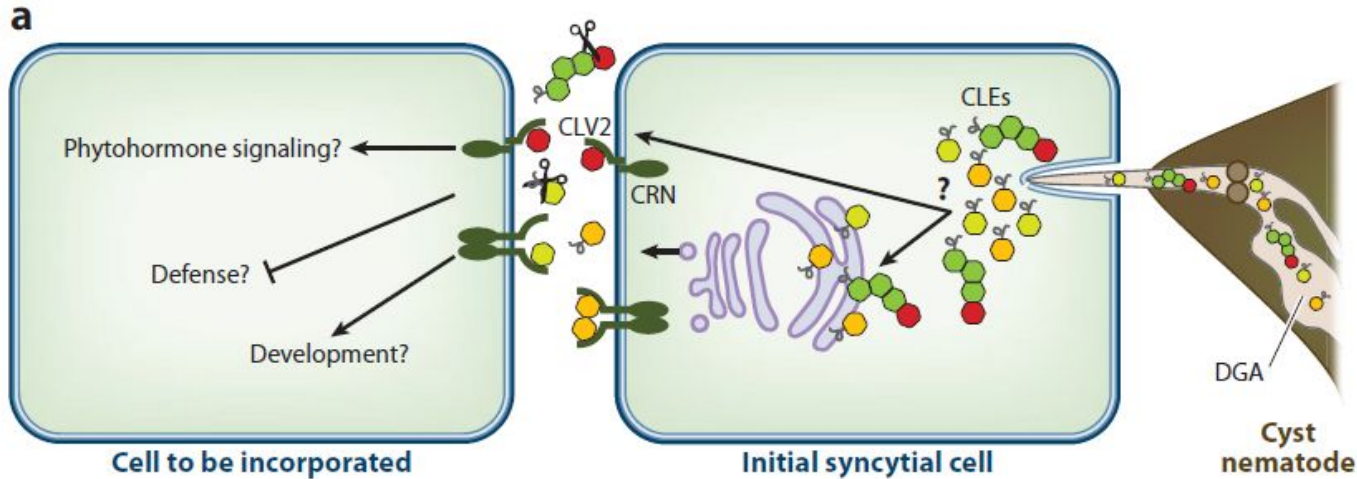
wt

cle8

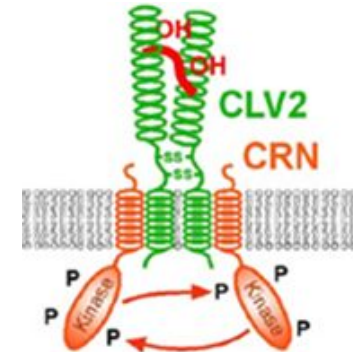


WOX8gD::NLS::venus::YFP3

Паразитические нематоды секретируют CLE-пептиды, модифицирующие программу развития растения-хозяина (пример «молекулярной мимикрии»)



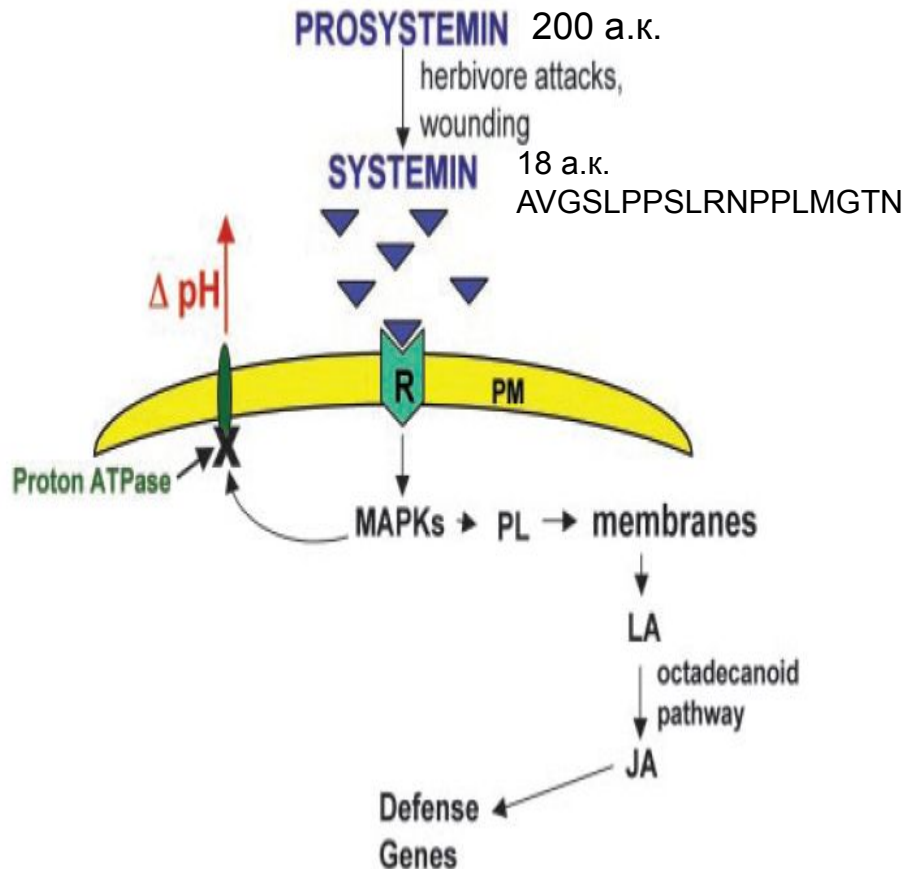
Гетеродимер
CLV2/CRN –
рецептор
нематодных
CLE



Пептидные фитогормоны

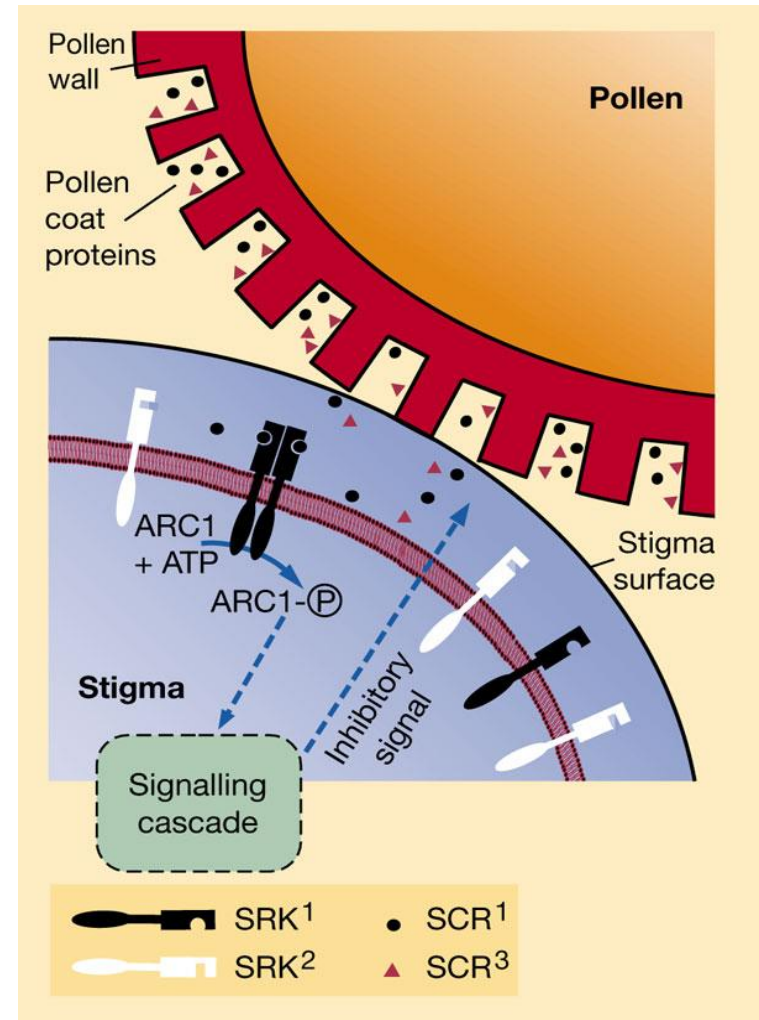
Системин:

- Функция: системная устойчивость
- Рецептор: неизвестен
- Мишени: гены защиты (PR, etc.)



SCRP (S-locus Cysteine Rich Proteins):

- Функция: подавление самоопыления
- Рецептор: Ser/Thr киназы SRK
- Мишени: неизвестны



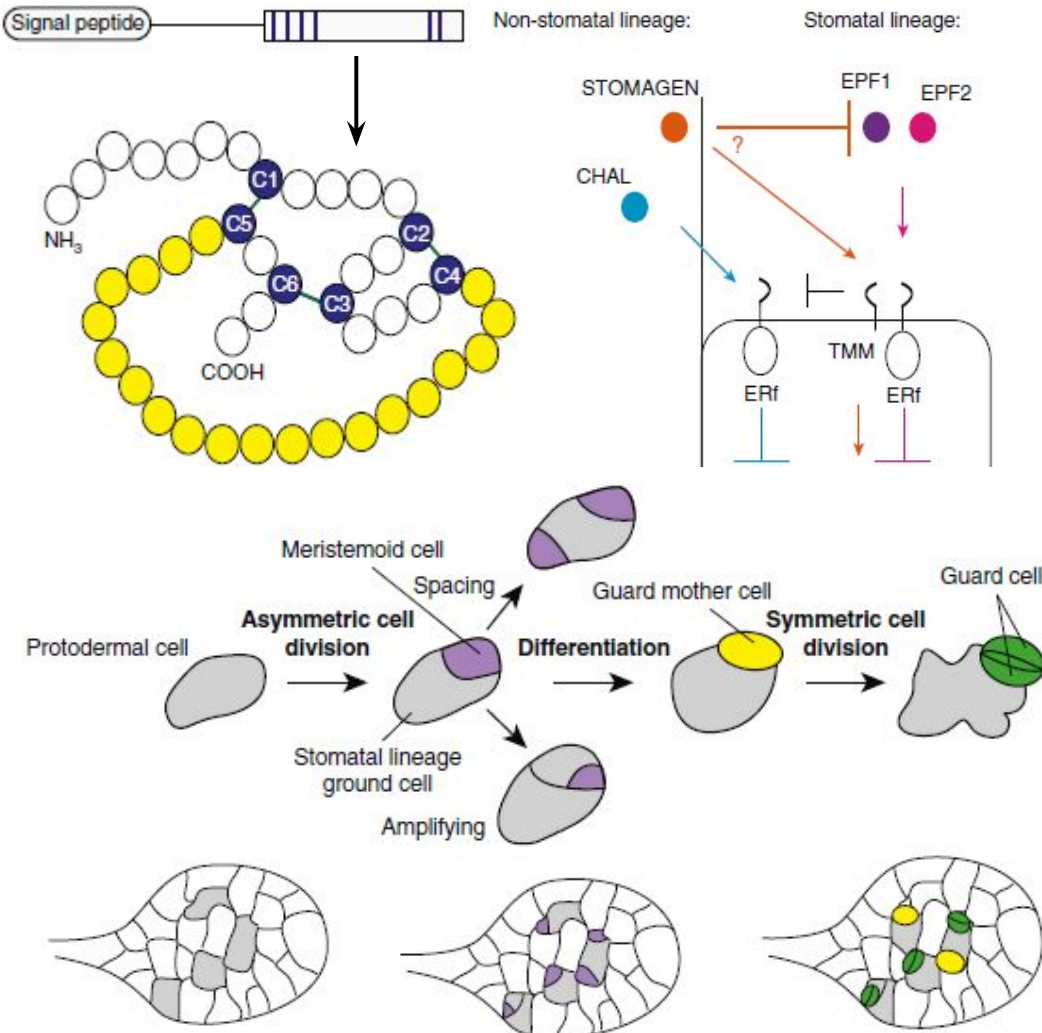
Пептидные фитогормоны

EPF (Epidermal Patterning Factors):

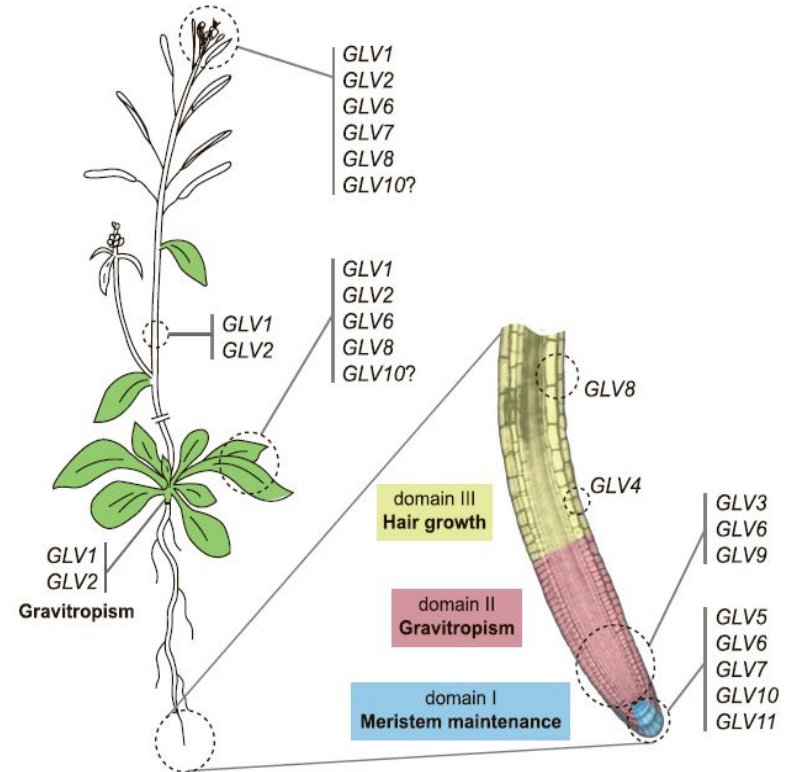
- Функция: образование устьиц
- Рецептор: Ser/Thr киназы ER/ TMM
- Мишени: неизвестны

RGF/ GLV/ CLEL (Root Growth Factors / Golven/ CLE-Like):

- Функция: развитие корня
- Рецептор: неизвестен
- Мишени: неизвестны

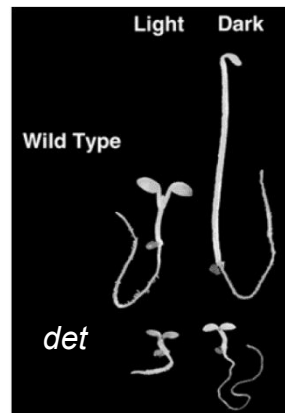
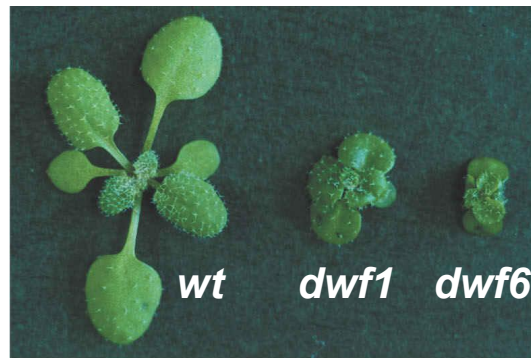
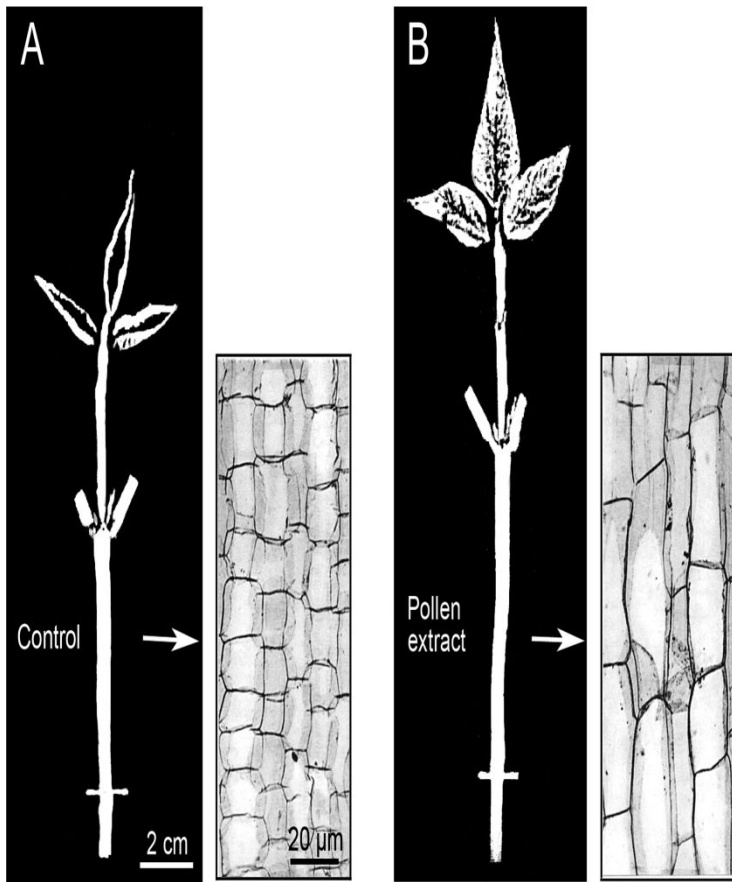


SP	GLV	
	--D (SO ₃) Y---PQPHRKP (Hyp) IHNE	14
	DMD (SO ₃) Y---NSANKKR (Hyp) IHN	15
	GLV3p RDD (SO ₃) YPIYSKPRRKP (Hyp) VNN	18
	GLV11p --D (SO ₃) Y---SNPGHHP (Hyp) RHN	13

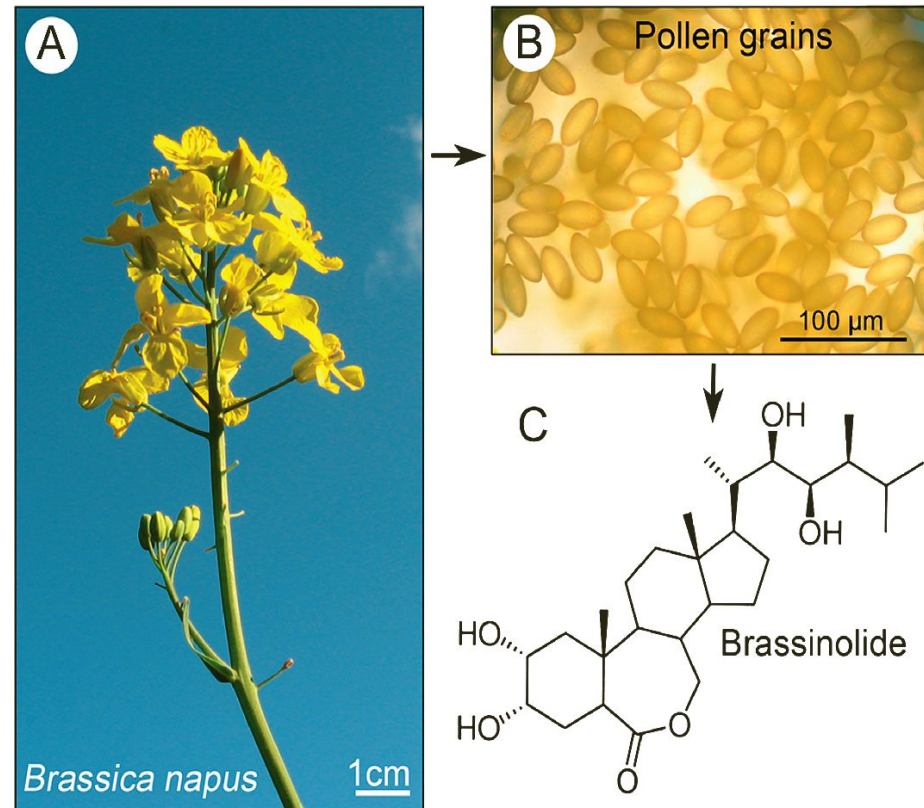


Брассиностероиды

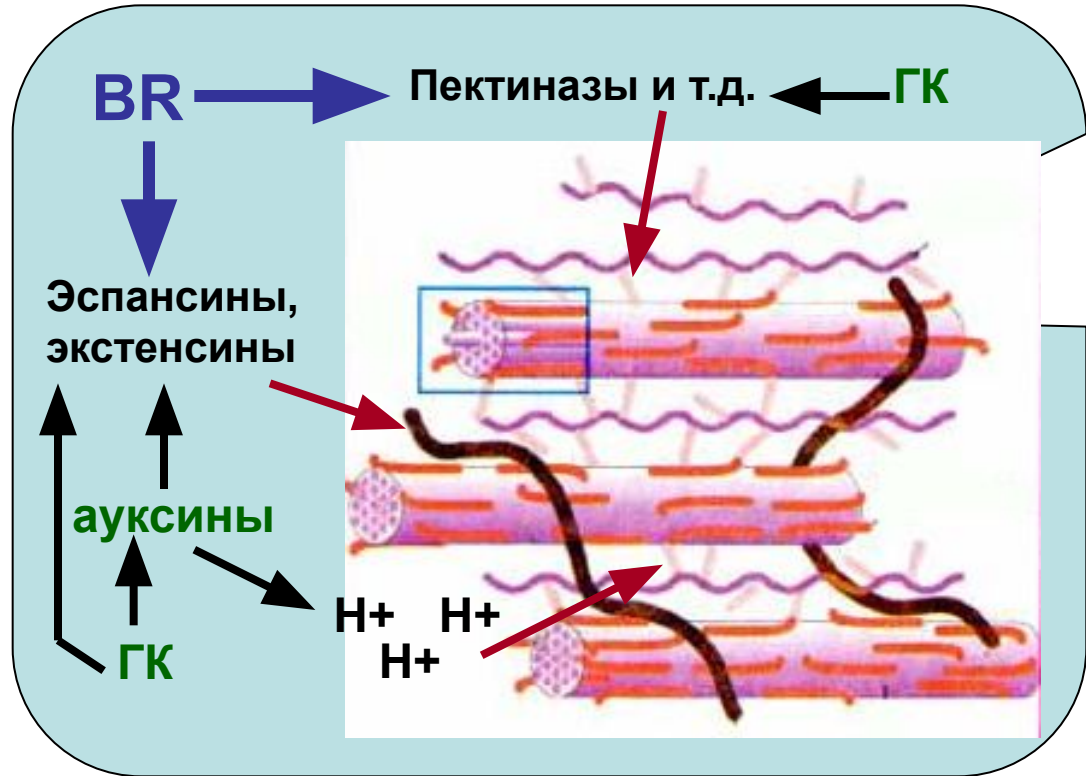
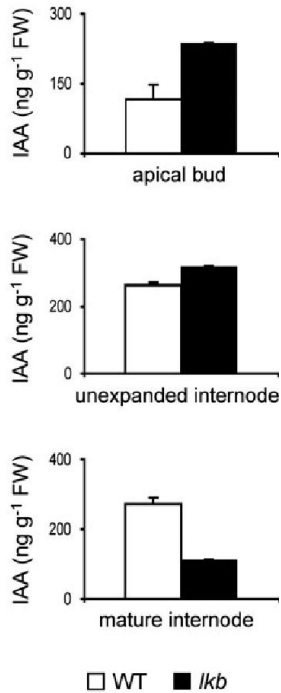
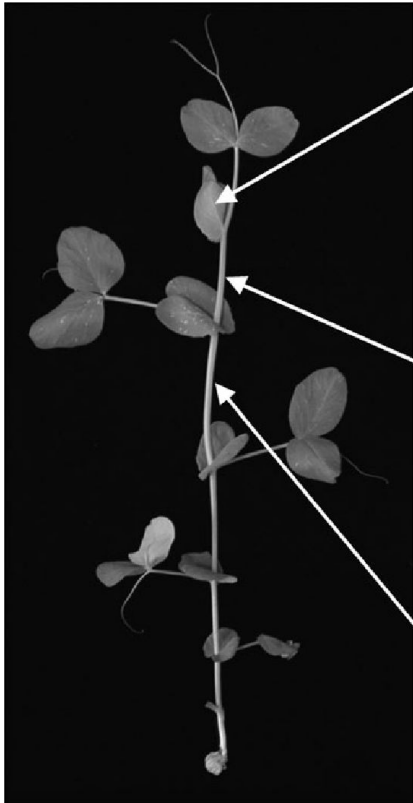
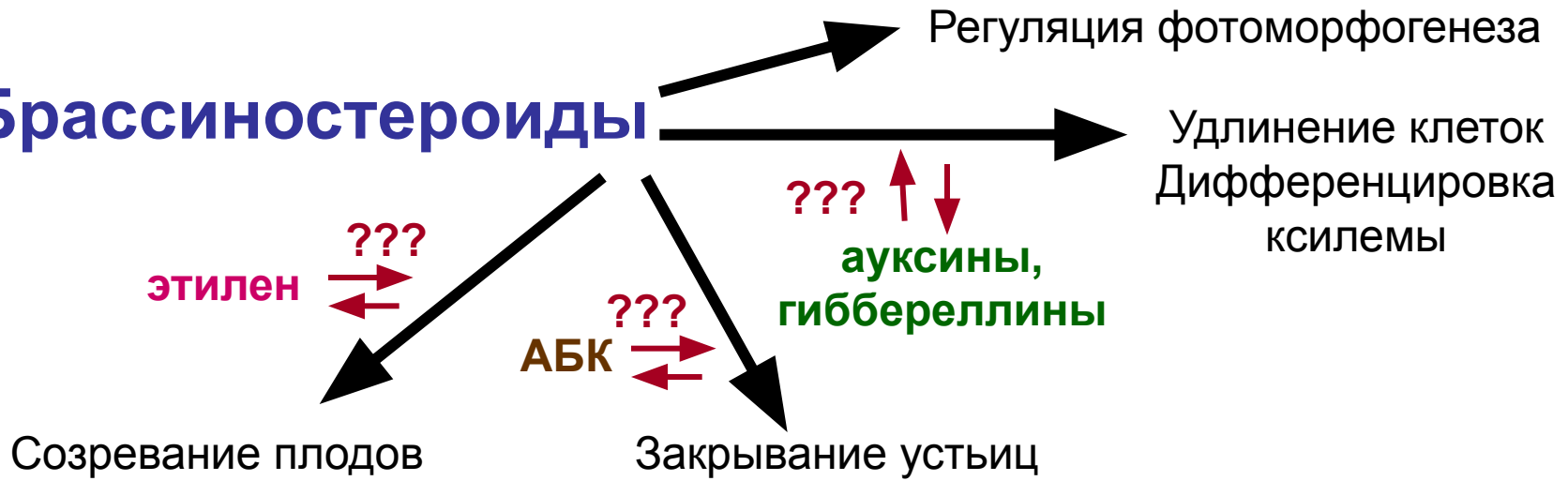
- Стероидные гормоны растений
- Впервые выделены из пыльцы рапса
- Стимулируют ростовые процессы в очень низких концентрациях (10^{-6} – 10^{-12} М)
- У брассиностероидов отсутствует система дальнего транспорта



Фенотипы мутантов:
карликовость, де-этиолирование



Брассиностероиды





Опыты по прививкам:

у брассиностероидов
отсутствует система
дальнего транспорта

Сигналинг брассиностероидов

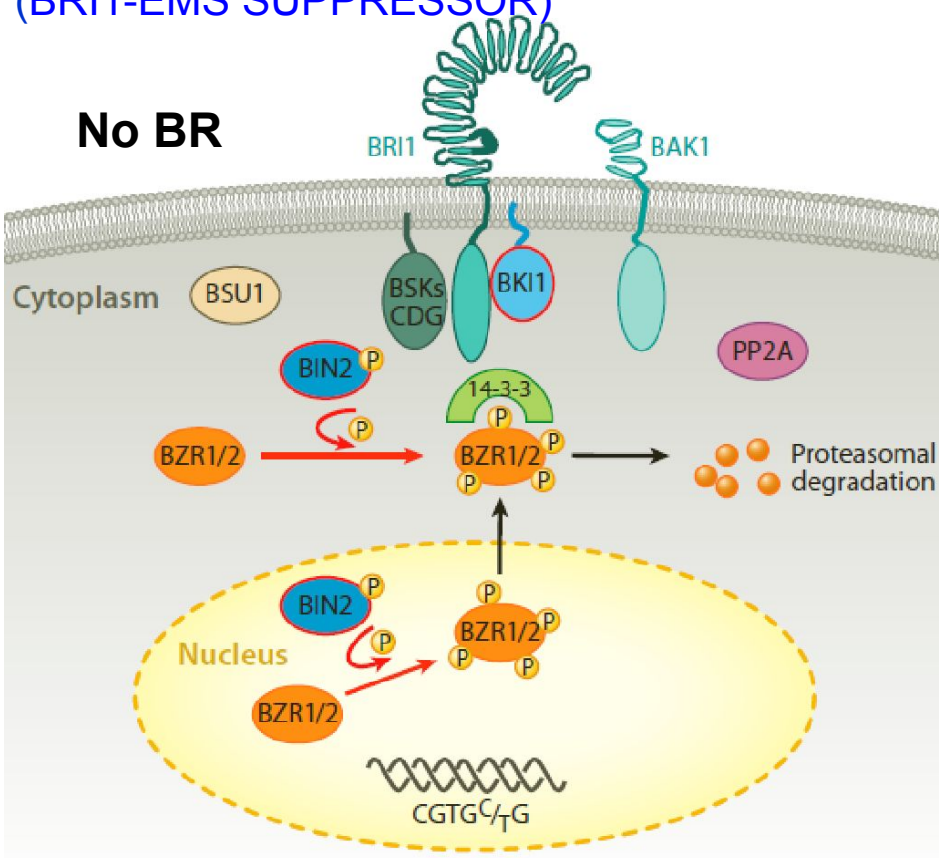
Рецепторы: гетеродимер Ser-Thr киназ BRI1 и BAK1

Компоненты сигнального каскада:

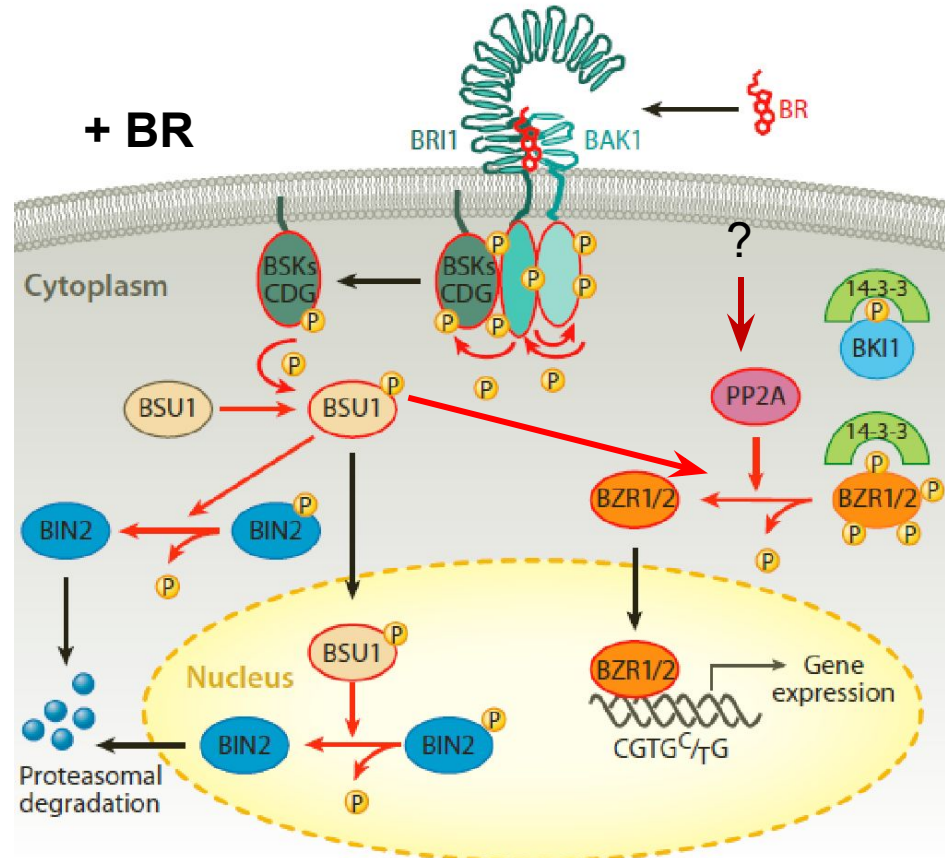
- Ингибитор протеинкиназ BKI1 (BRI1 KINASE INHIBITOR 1)
- Мембран-связанные протеинкиназы BSK (BR-SIGNALING KINASE) и CDG1 (CONSTITUTIVE DIFFERENTIAL GROWTH 1)
- Протеинфосфатазы семейства PP1 - BSU1 (BRI1-SUPPRESSOR 1) и семейства PP2A
- Цитозольная протеинкиназа BIN2 (BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 2)
- Белки семейства 14-3-3 - фосфопептид-связывающие белки

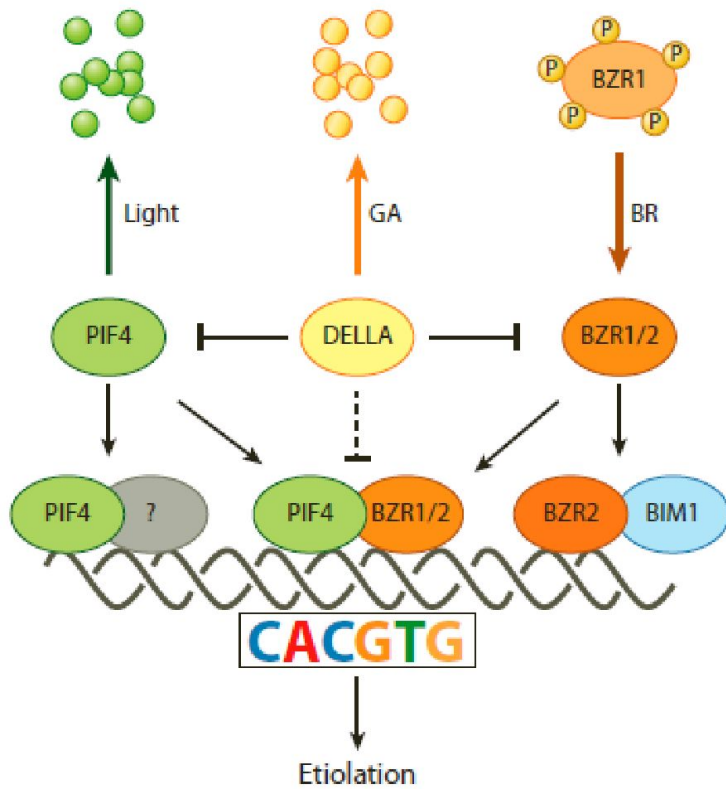
Транскрипционные факторы: BZR1 (BRASSINAZOLE RESISTANT) и BES1/BZR2 (BRI1-EMS SUPPRESSOR)

No BR



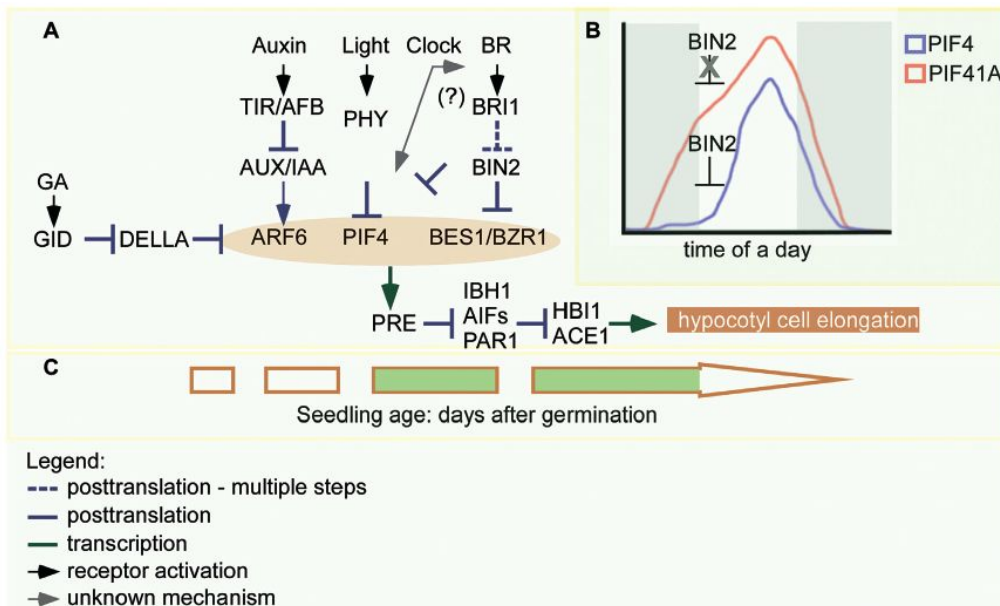
+ BR





Взаимодействие брассиностероидов, ауксинов и гиббереллинов в негативном контроле фотоморфогенеза проростков:

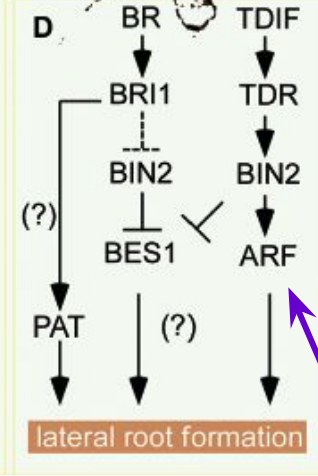
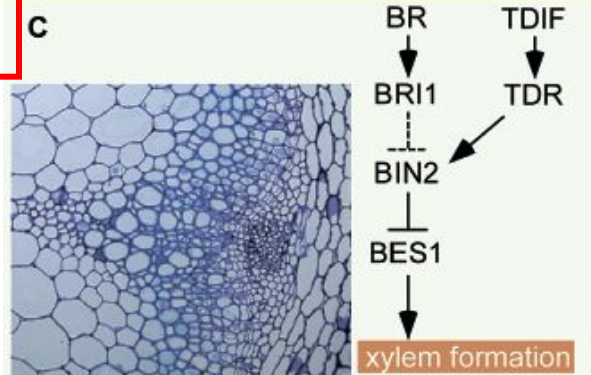
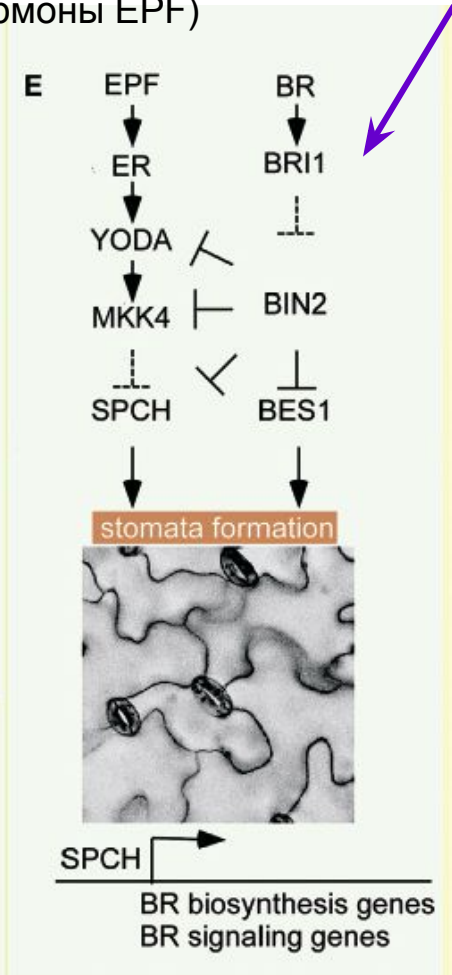
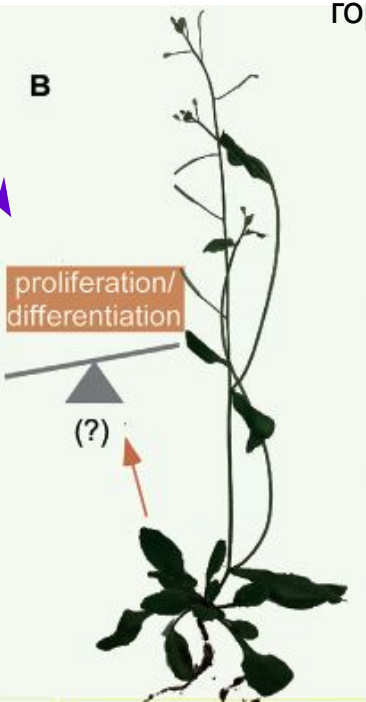
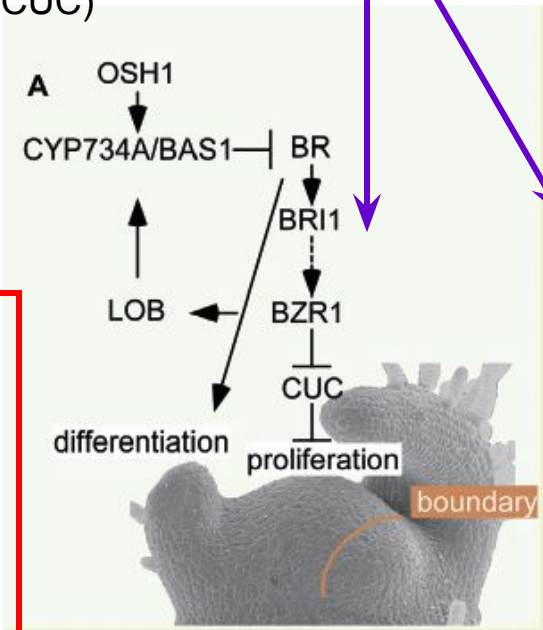
1. Свет вызывает деградацию ТФ PIF4 (Phytochrome Interacting Factor 4), который обеспечивает программу этиолирования
2. GA вызывают деградацию репрессоров DELLA, которые подавляют программу этиолирования
3. BR-зависимые ТФ BZR образуют гетеродимеры с PIF4 и запускают программу этиолирования



Стимуляция пролиферации и дифференцировки клеток на границе листовых примордиев и в листьях (мишень – ТФ CUC)

Дифференцировка клеток устьиц (мишени – киназы MAP-каскада YODA и МКК4, ТФ BES1; антагонисты- пептидные гормоны EPF)

ТФ BES1/BZR1 играют центральную роль во всех BR-зависимых процессах



Дифференцировка сосудов (мишень – ТФ BES1, активатор – CLE пептиды группы В (TDIF) и их рецептор TDR)

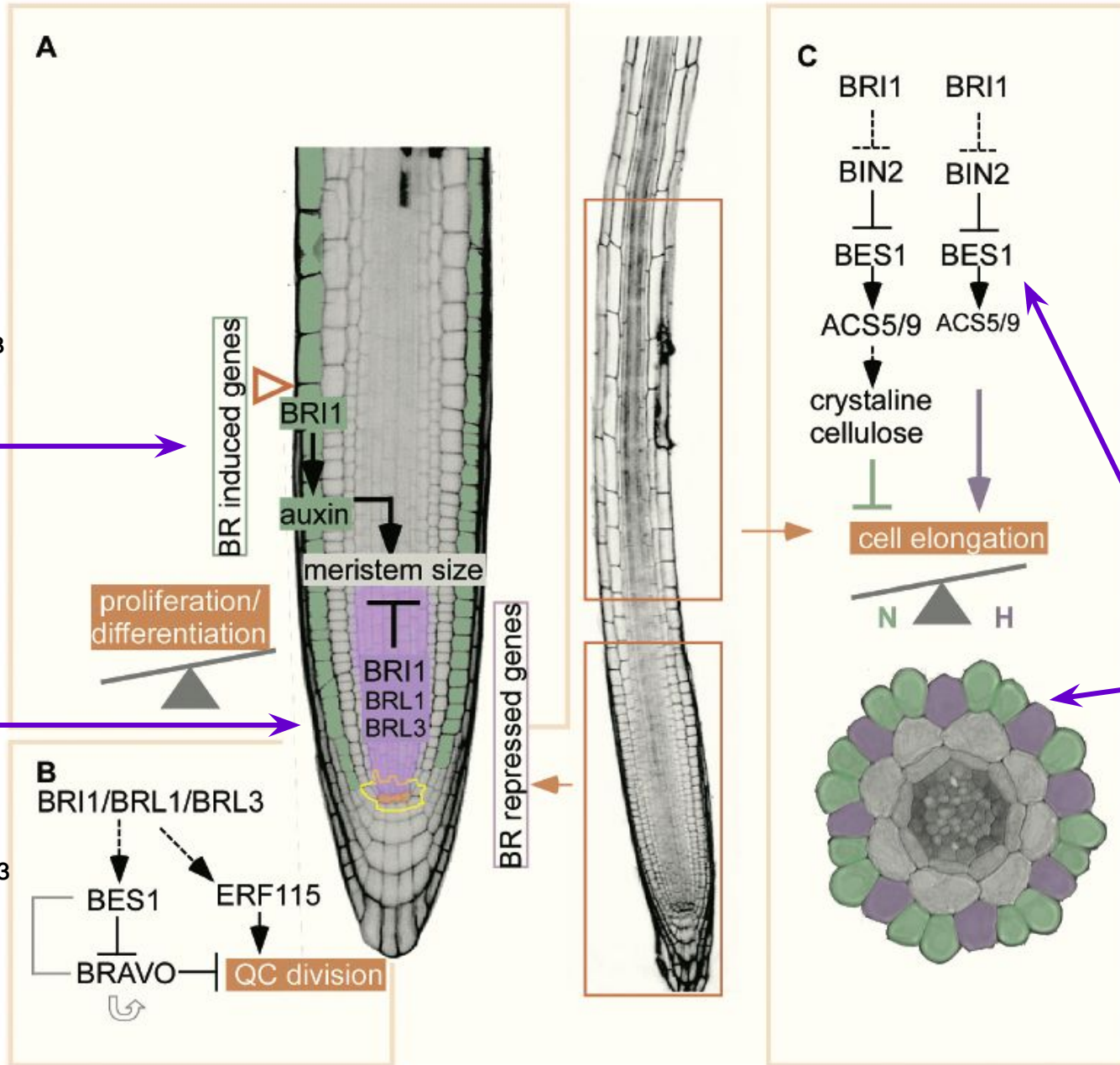
Закладка боковых корней (мишень – ТФ BES1, ауксин-зависимые ТФ ARF, активатор – CLE пептиды группы В (TDIF) и их рецептор TDR)

ТФ **BES1/BZR1** играют центральную роль во всех BR-зависимых процессах

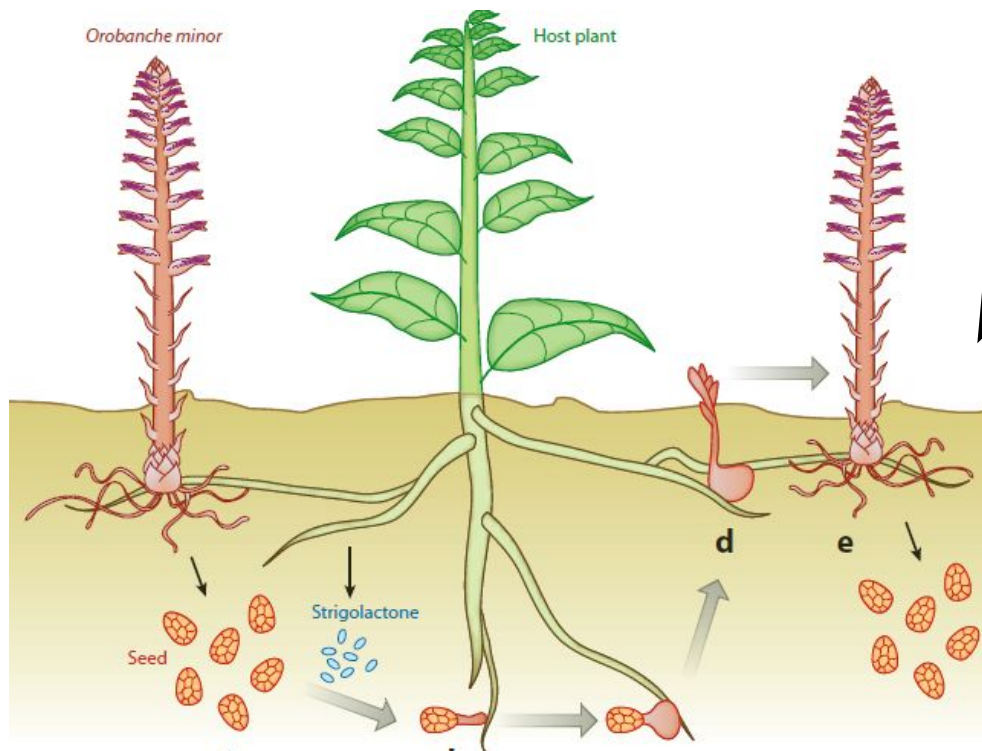
Поддержание оптимального размера меристемы корня (КАМ):

1. Рецепция BR в вышележащих участках корня активирует сигналинг ауксинов и пролиферацию клеток КАМ

2. Рецепция BR зоне, прилегающей к КАМ, подавляет пролиферацию клеток КАМ через ТФ BES1



Стриголактоны



Открыты как стимуляторы прорастания семян паразитических растений,

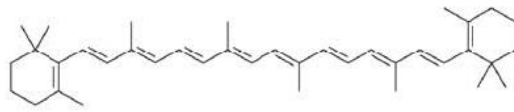
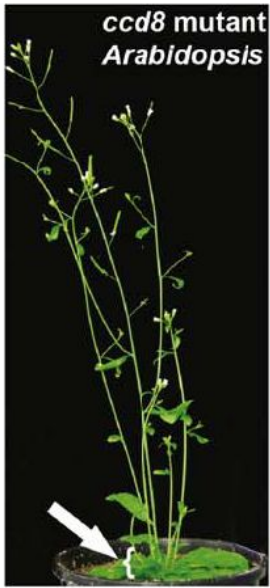
а также роста гиф арбускулярной микоризы



Функции:

- Стимуляторы прорастания
- Ингибиторы ветвления стебля
- Регуляторы роста патогенов и симбионтов

Стриголактоны – негативные регуляторы ветвления



Carotenoid precursor(s)



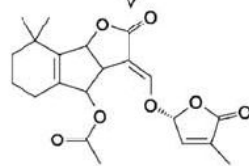
CCD7
CCD8



Mobile intermediates



P450



Bioactive strigolactone(s)



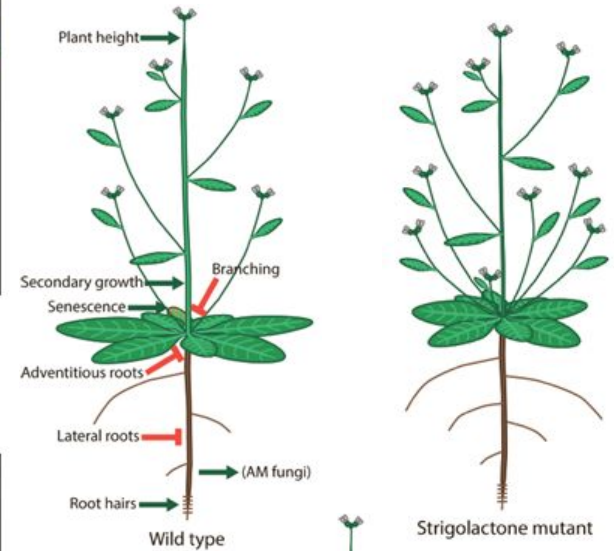
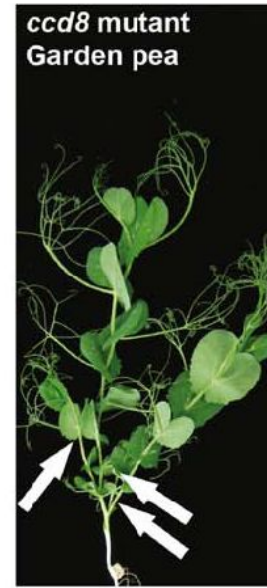
F-box



e.g. TB1

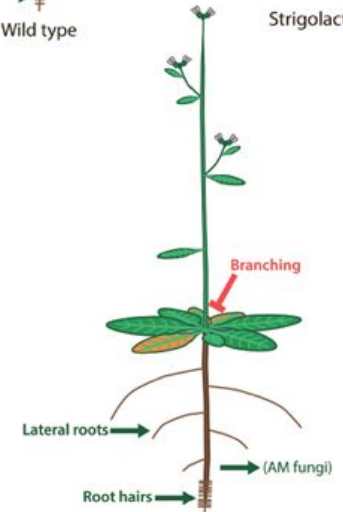


Branching inhibition



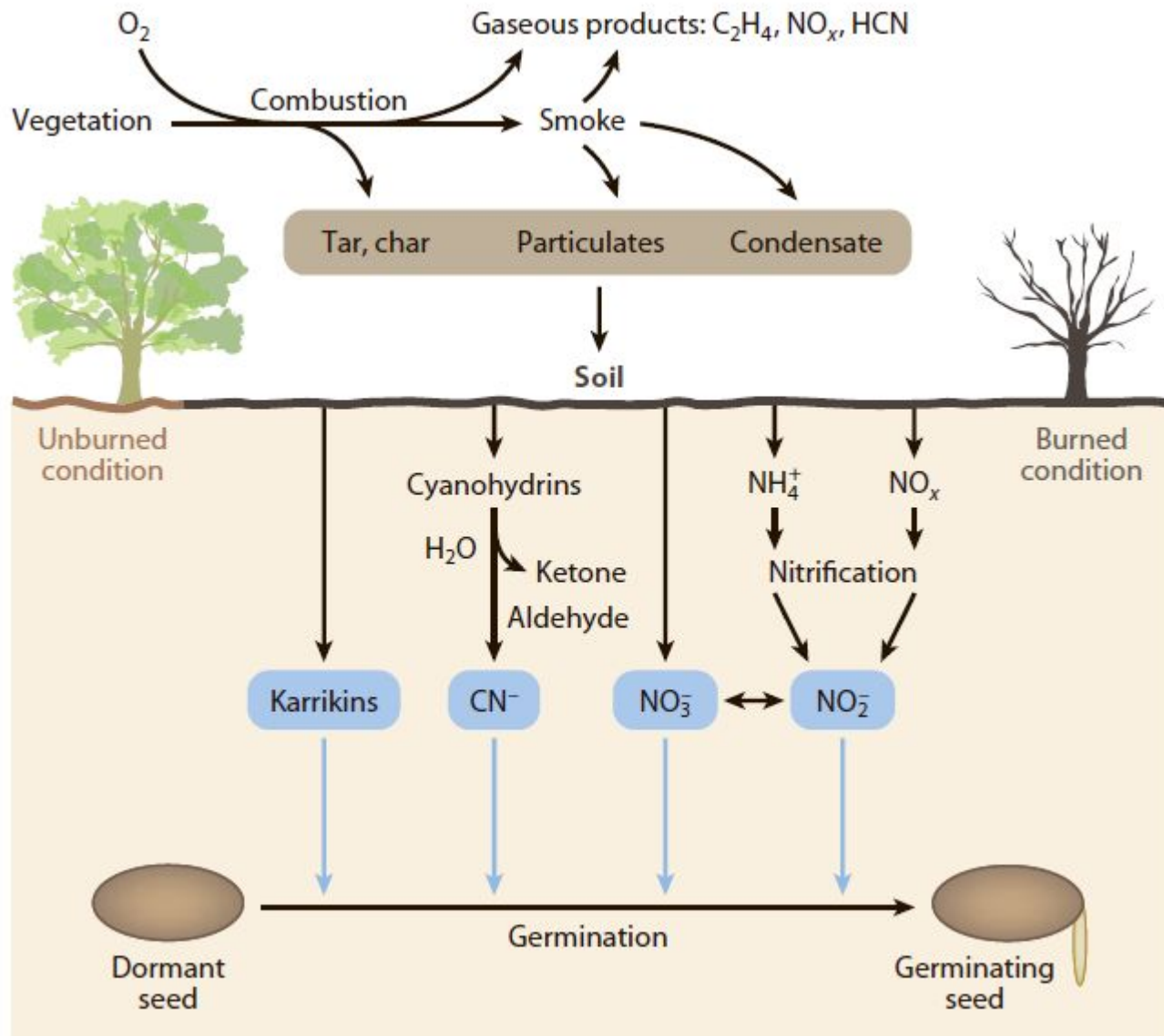
Wild type

Strigolactone mutant

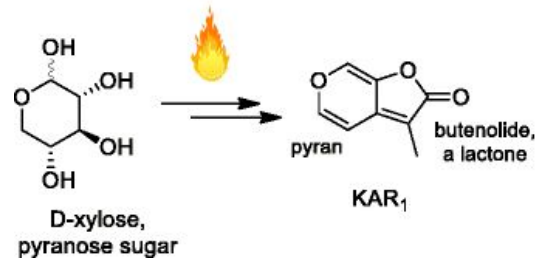
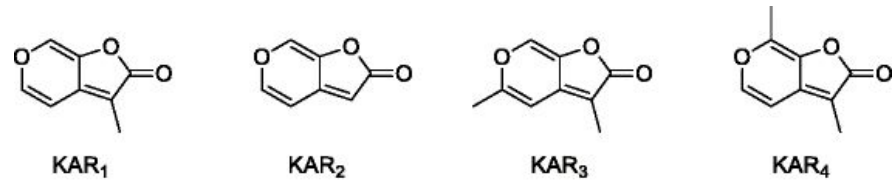


Wild type in low phosphate,
increased strigolactones

Каррикины – регуляторы прорастания



Каррикины образуются при сгорании сахаров

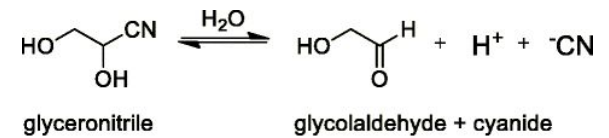


H₂O

KAR



Еще один регулятор прорастания семян после пожара - цианогидрины



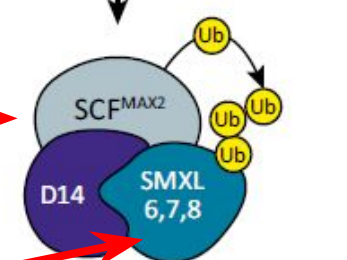
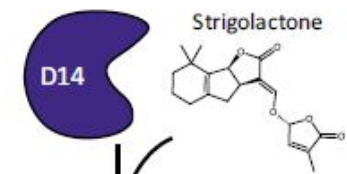
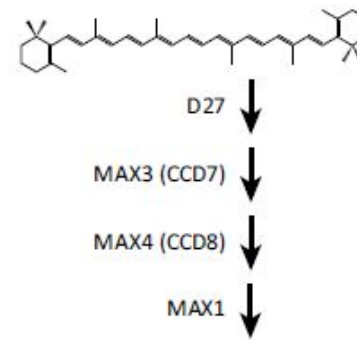
Kangaroo paw (*Anigozanthos manglesii*)

Единый механизм сигналинга стриголактонов и каррикинов

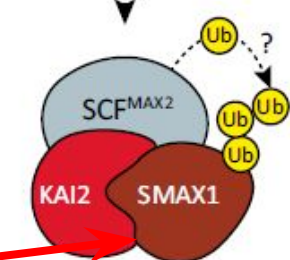
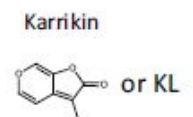
Рецепторы – α/β -гидролазы. **Уникальны! Они гидролизуют свои лиганды!**
(НО: продукты гидролиза НЕ НУЖНЫ для передачи сигнала)

Убиквитин-лигазы с F-бокс белком MAX2 (относятся к семейству убиквитин-лигаз SKP1–CULLIN–F-бокс (SCF))

Репрессоры транскрипции

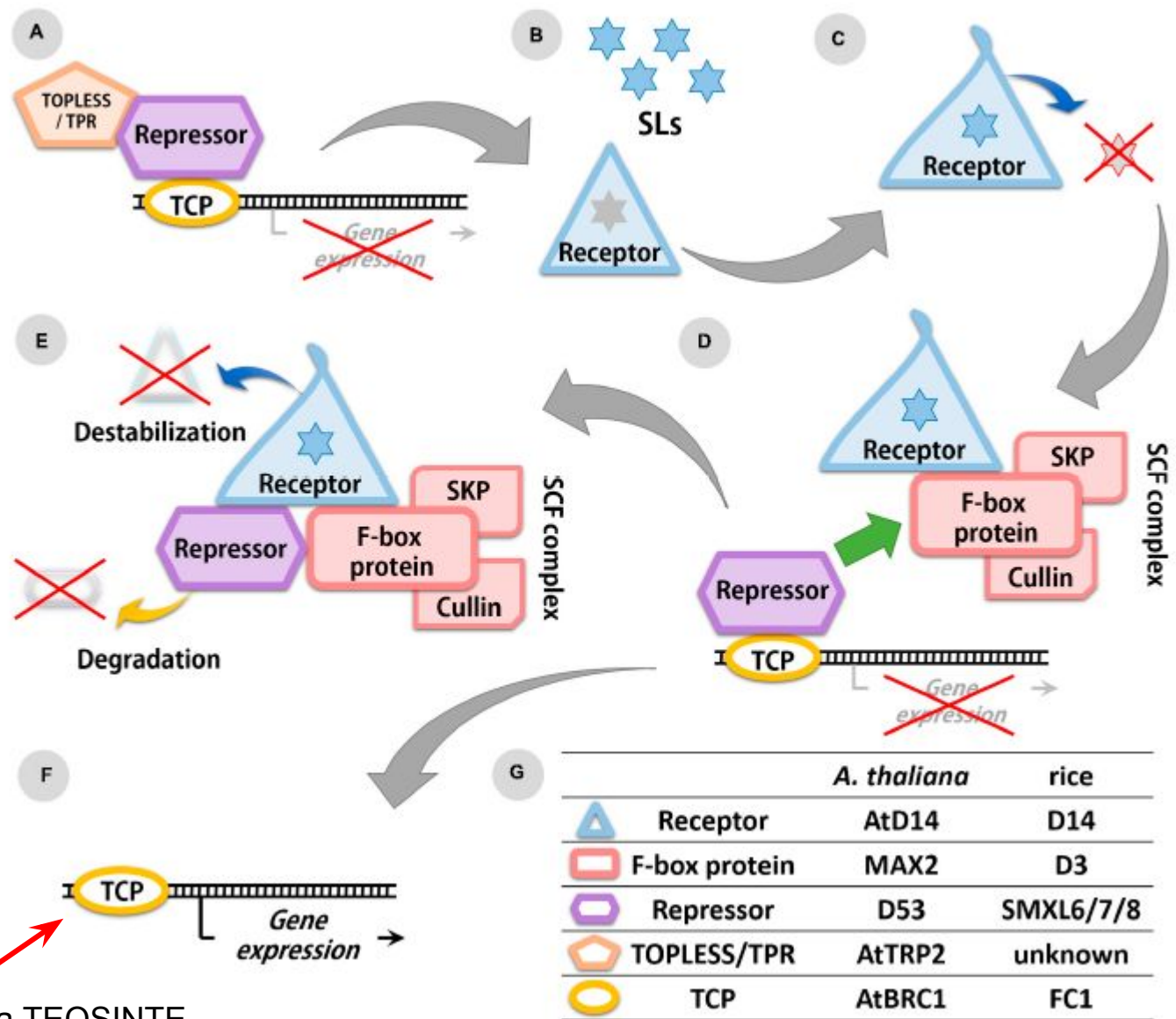


- ↓ Branching
- ↓ Polar auxin transport
- ↓ PIN1 at basal PM
- ↑ *BRC1* expression
- ↓ Lateral root density
- ↓ Cotyledon expansion
- ↑ Petiole length
- ↑ Leaf length:width ratio



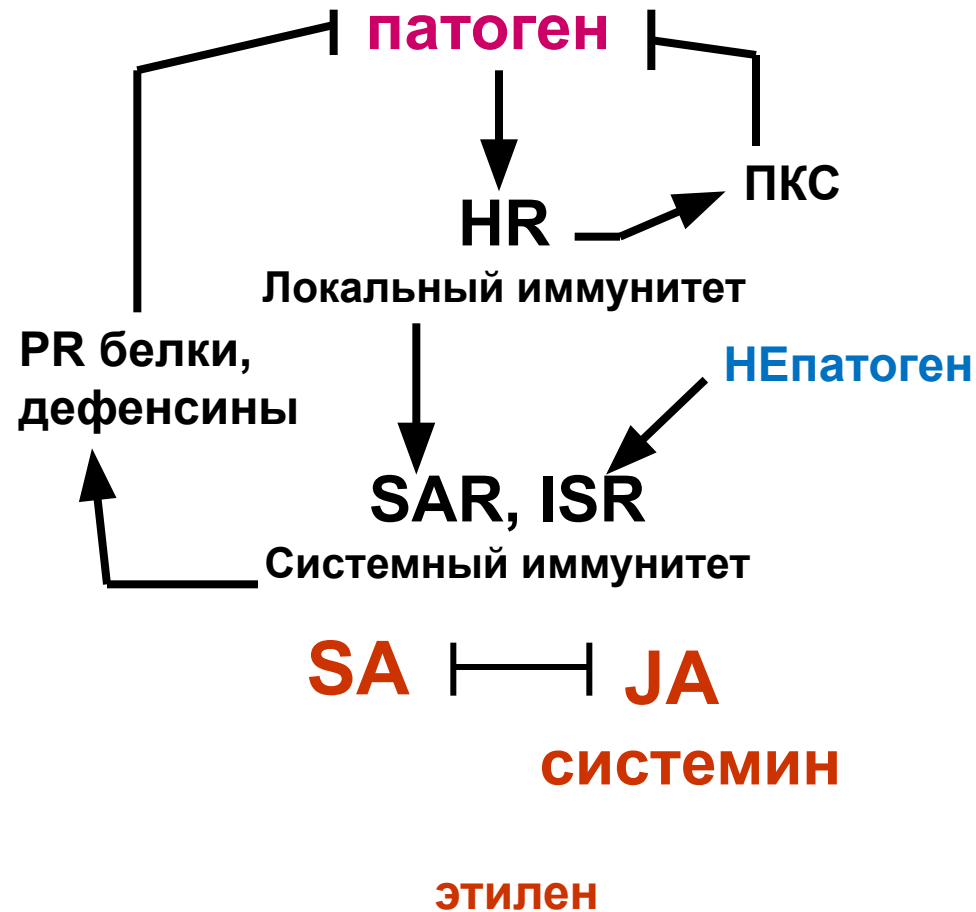
- ↑ Germination
- ↓ Hypocotyl elongation
- ↑ Cotyledon expansion
- ↓ Petiole hyponasty
- ↓ Leaf growth*

Рецепция и передача сигнала стриголактонов



ТФ семейства TEOSINTE
BRANCHED1/CYCLOIDEA/PROLIFERATING CELL
FACTO- R1 family (TCP)

Фитогормоны и защита от патогенов

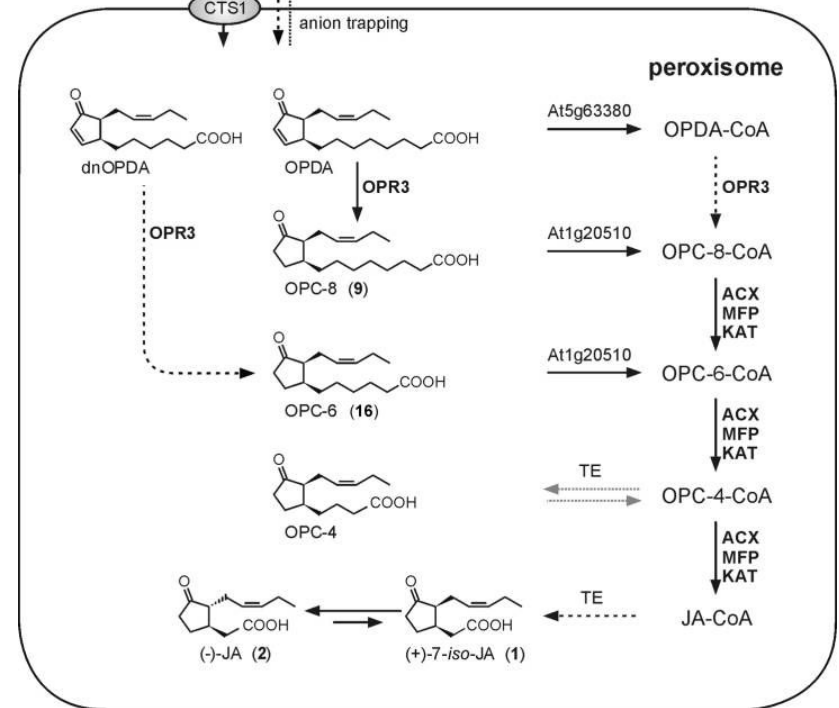
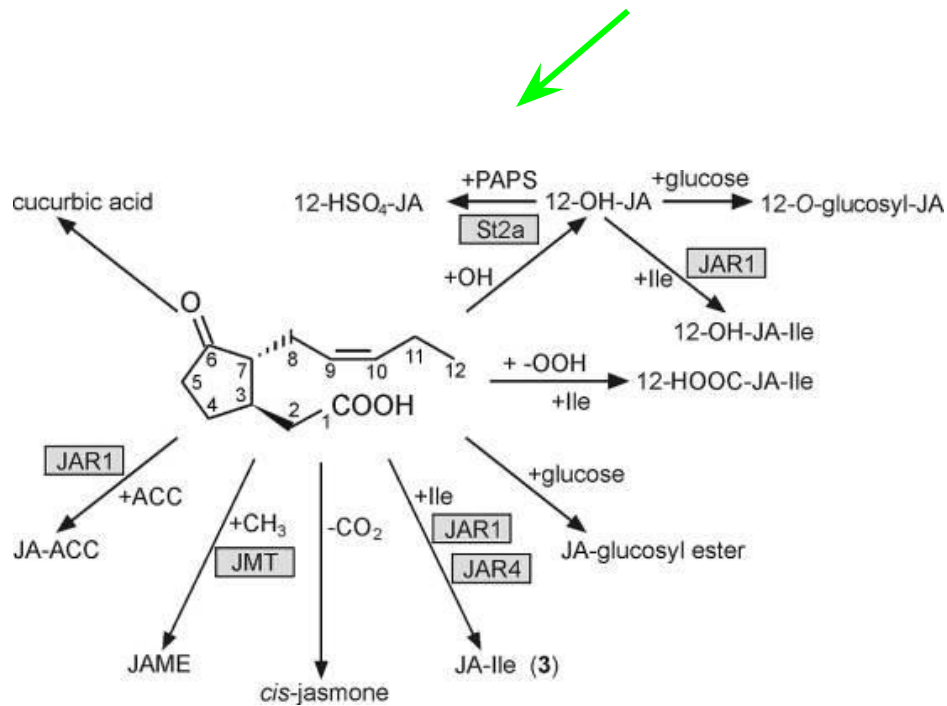
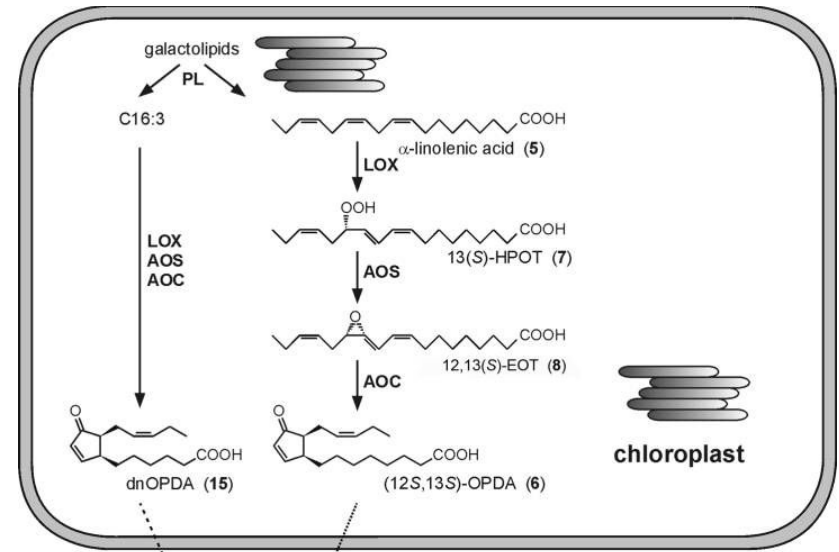


Жасмоновая кислота (JA)

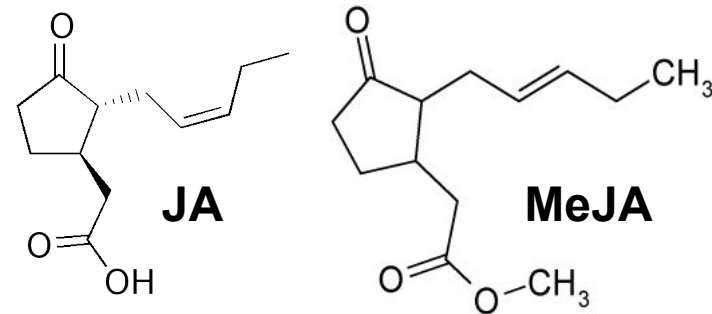
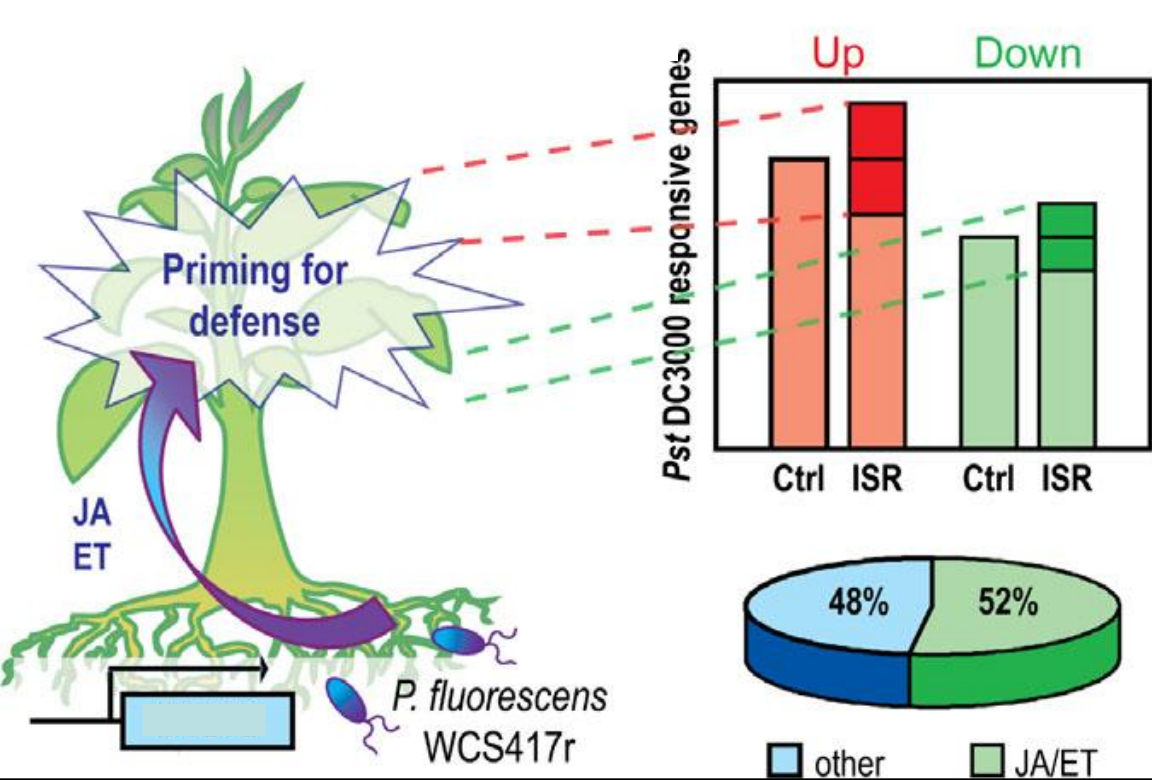
Биосинтез JA

начинается в хлоропластах из α -линоленовой кислоты и заканчивается в пероксисомах.

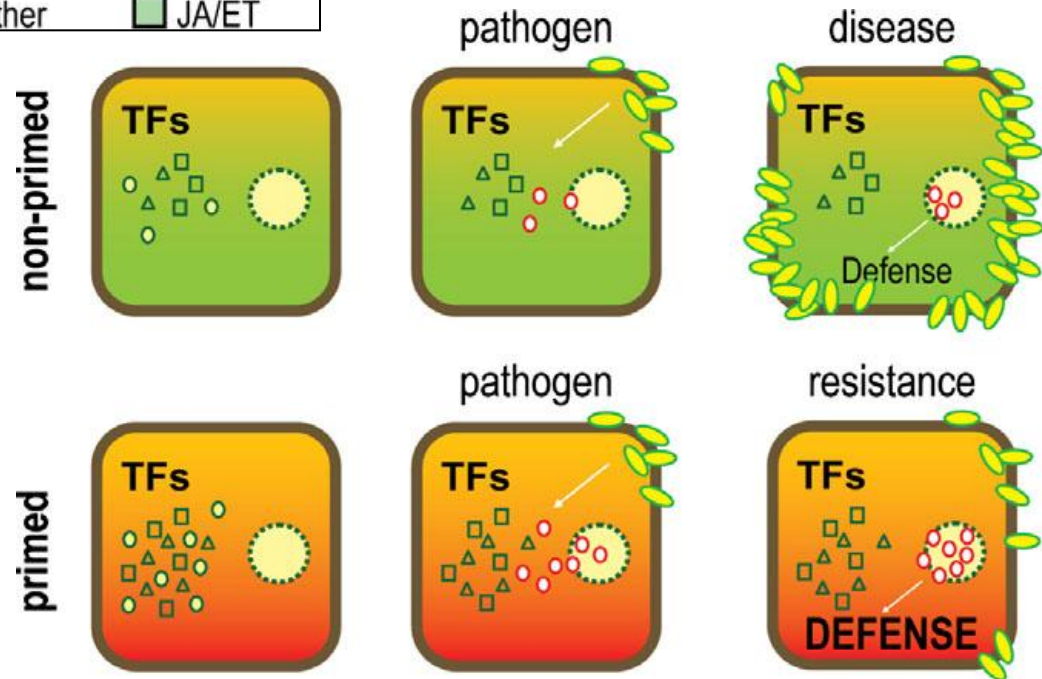
Под действием ферментов **JAR** и **JMT** JA превращается в активные метаболиты, среди которых **JA-Ile** участвует в запуске ответа на воздействие патогена.



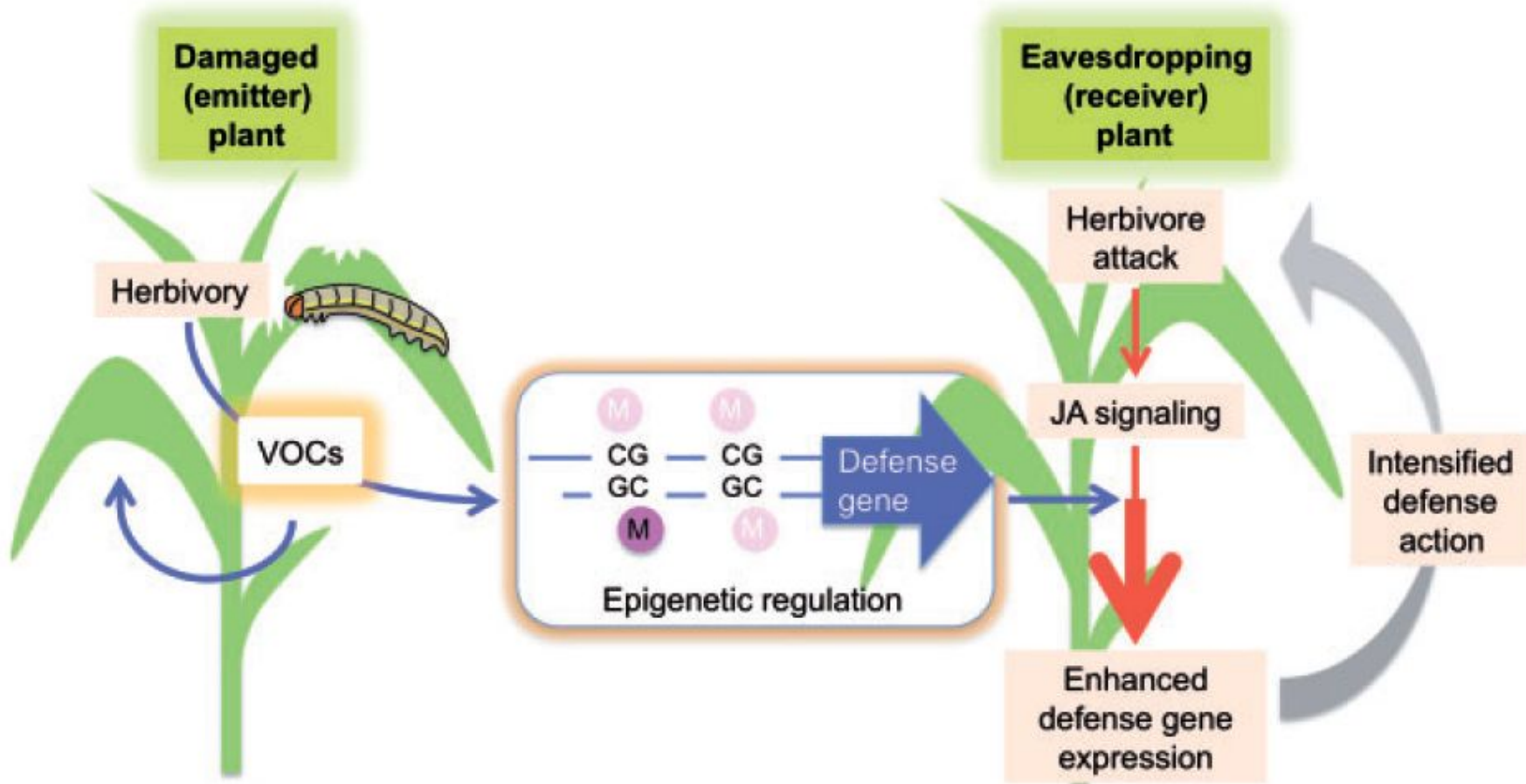
JA – медиатор индуцированной системной устойчивости (ISR)



- В отсутствие патогена колонизация корней растения непатогенными микроорганизмами приводит к изменению экспрессии более 100 генов, среди которых ген *MYC2*, кодирующий JA–зависимый ТФ



Летучие соединения (Volatile Compounds, VOCs) в коммуникациях между растениями и их защите



Intra-plant communication

- potentially fast signaling
- independent of the architecture of vascular connections

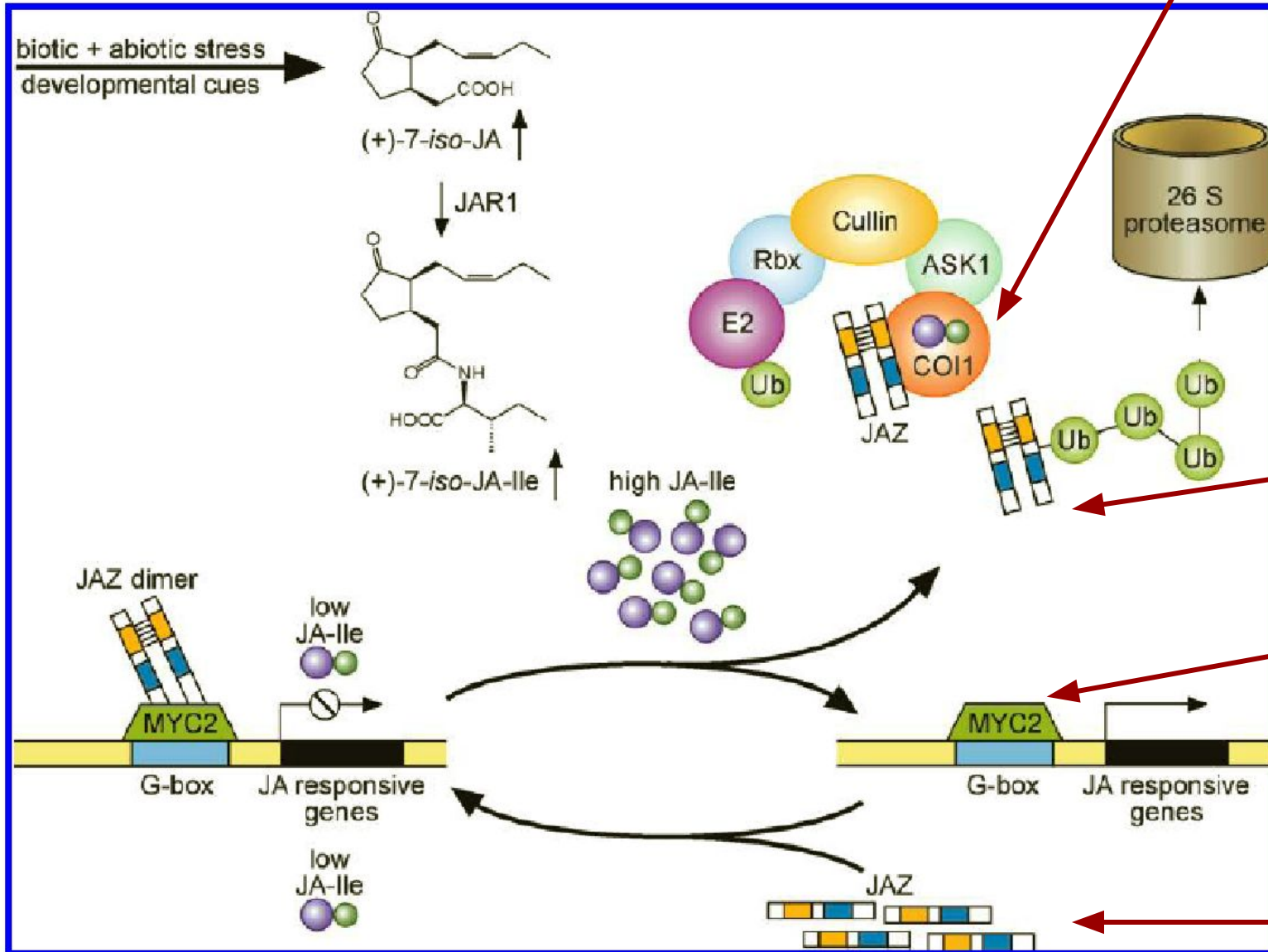
Inter-plant communication

- memorable priming defenses
- limited valid distances (up to 60 cm)
- specific (Kin) recognition vs. non-specific recognition

Сигналинг JA

Короткий путь, основанный на
убиквитинировании
транскрипционных репрессоров

Рецептор COI –
субъединица
UBQ-лигазы

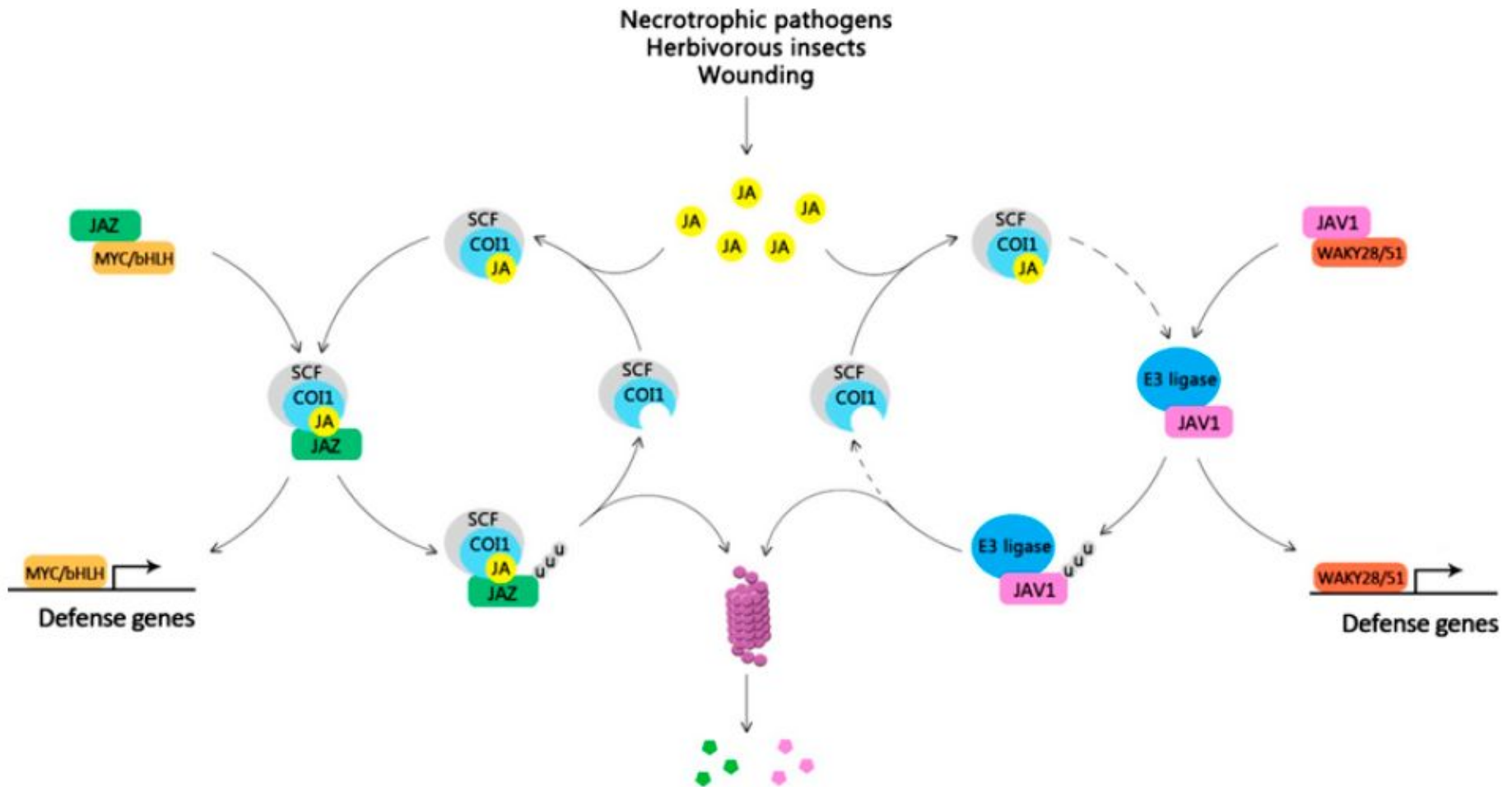


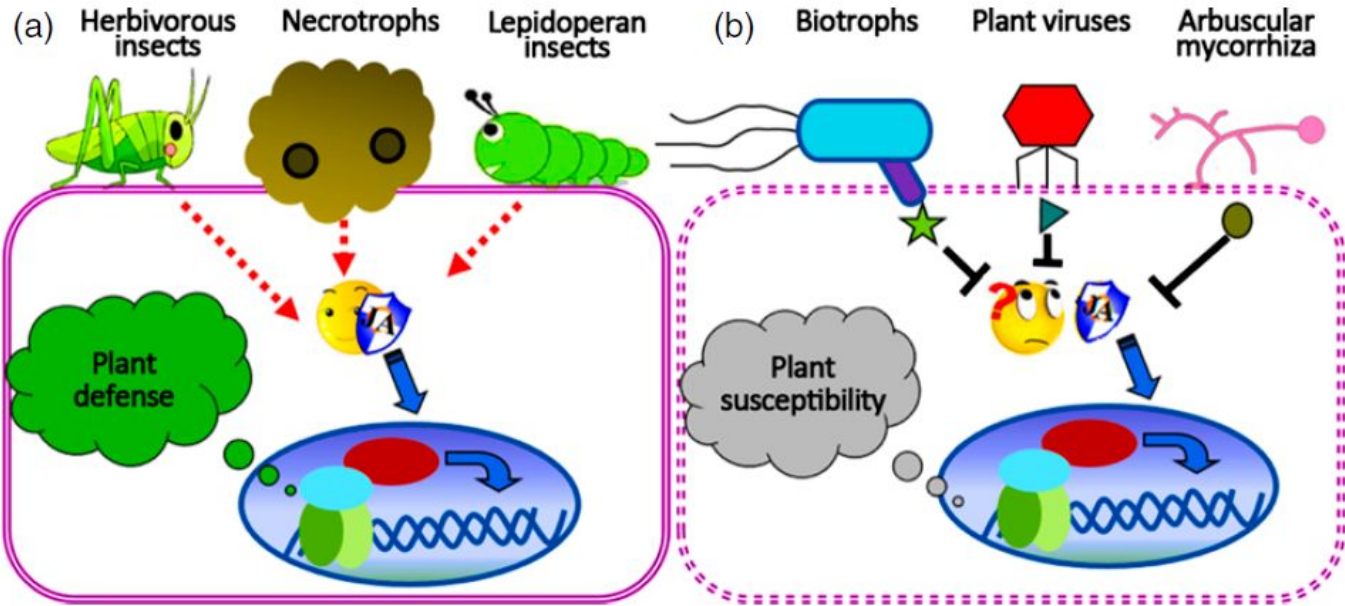
Транскрипционные
репрессоры
JAZ

Транскрипционный
фактор
MYC2

Негативная
обратная
связь

JA защищает растения от некротрофных патогенов...

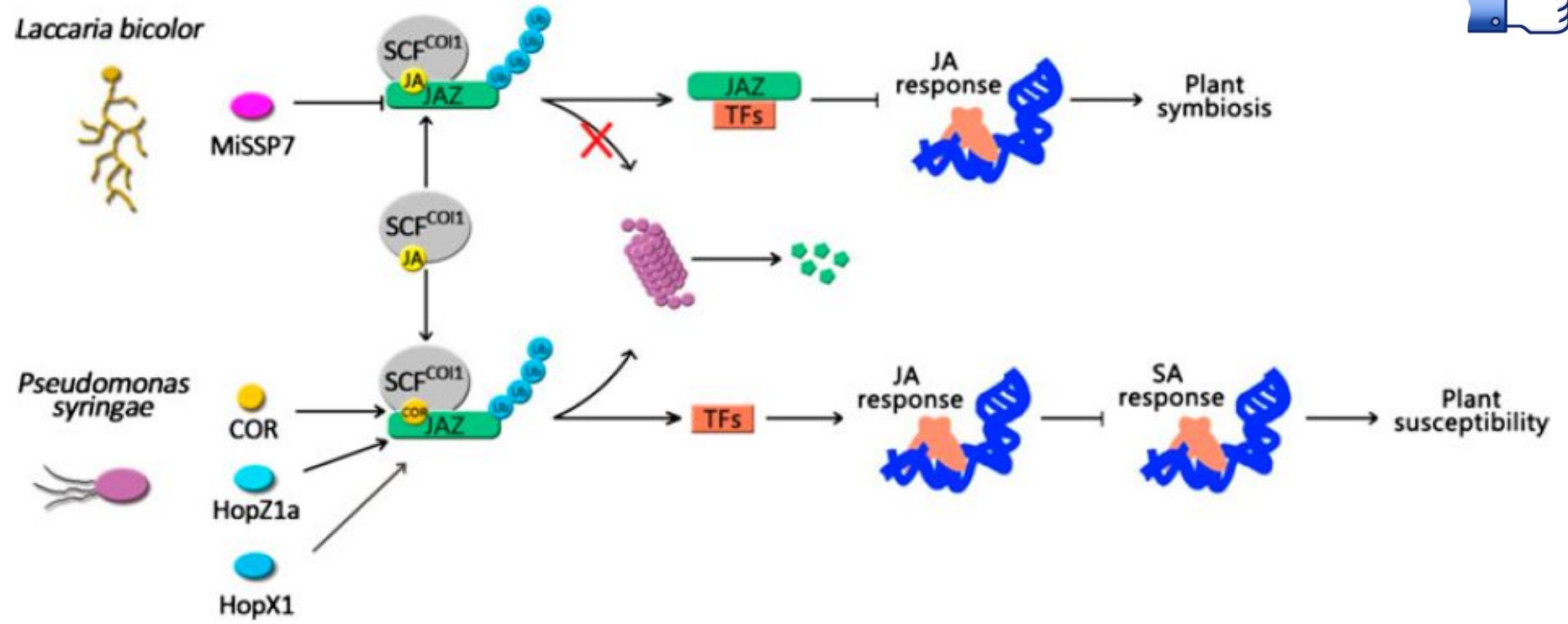




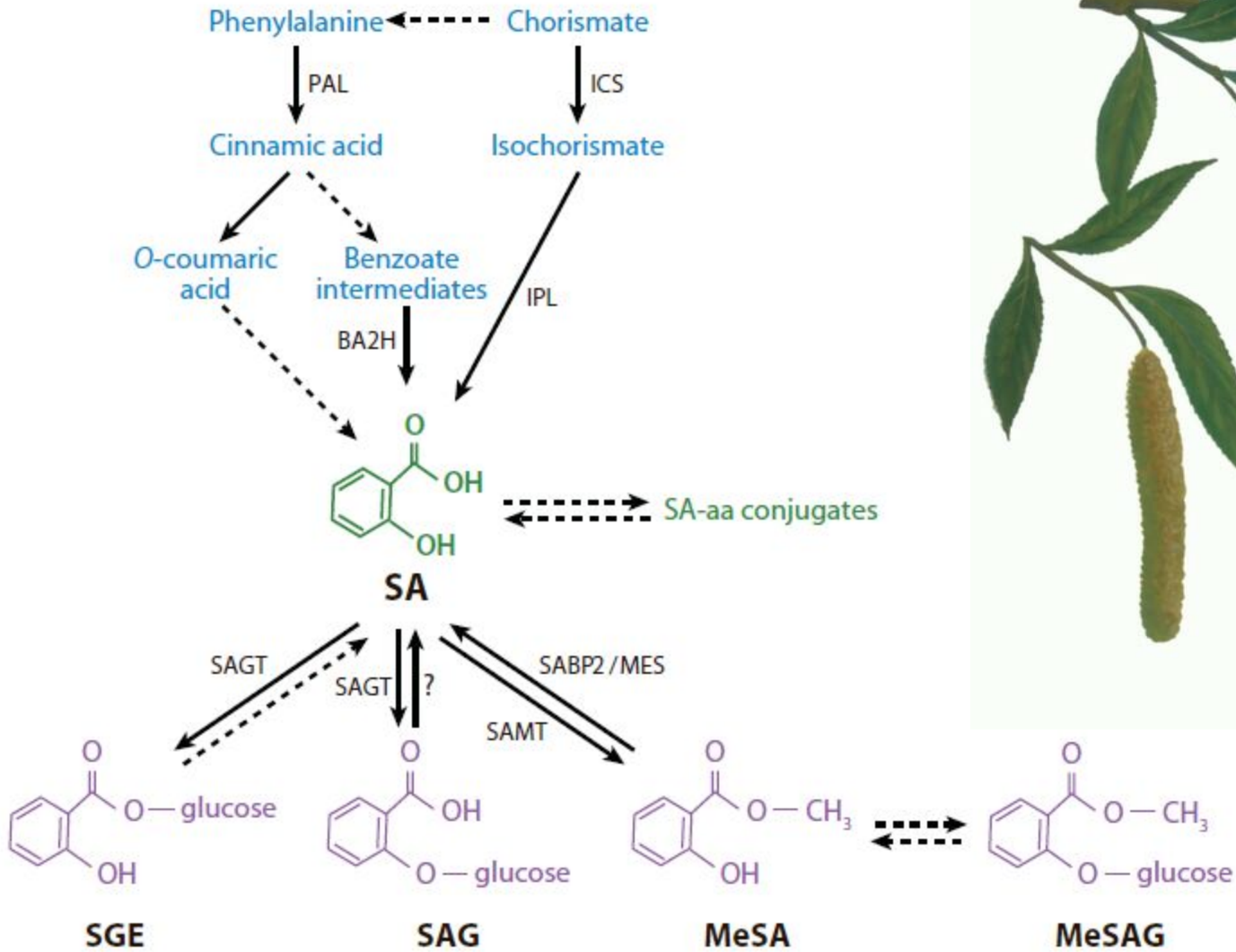
...Но облегчает жизнь биотрофным патогенам и симбионтам

👎

👍



Салициловая кислота (SA)



Функции SA:

- Поддержание структуры хлоропластов
- Защита от окислительного стресса
- Закрывание устьиц
- Термогенез

• Системный иммунитет (SAR)

PAMPs
Avr genes
genes
R genes
receptors

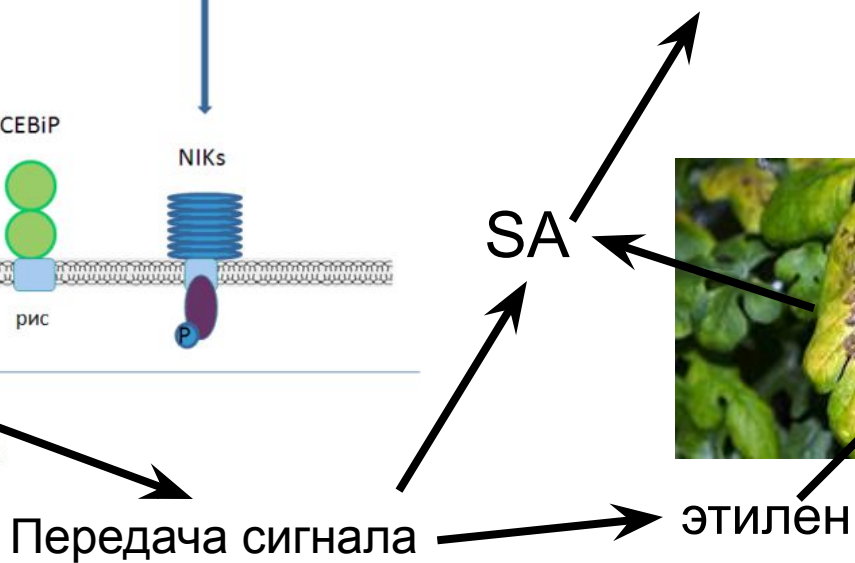
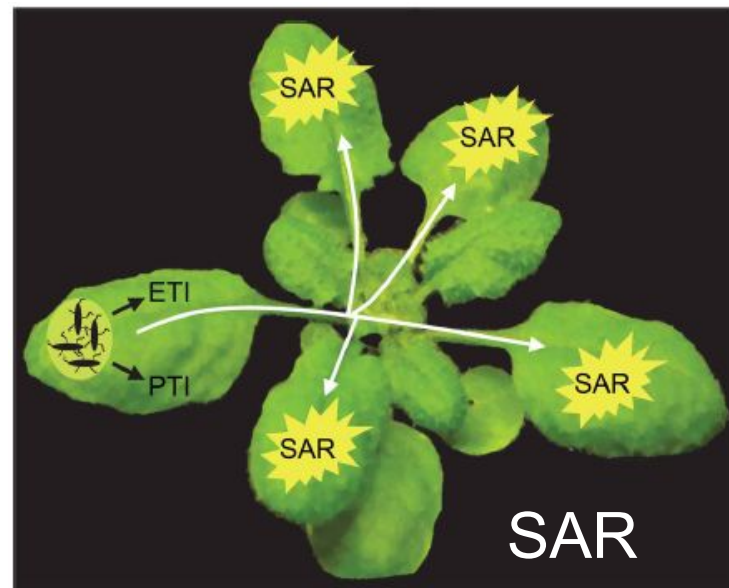
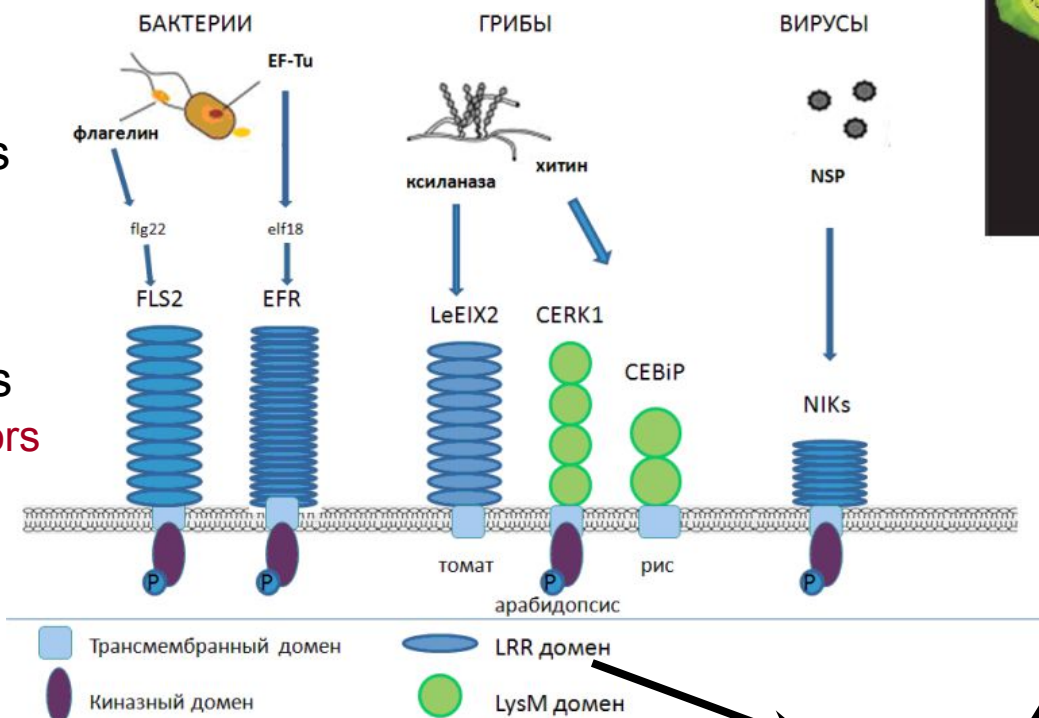
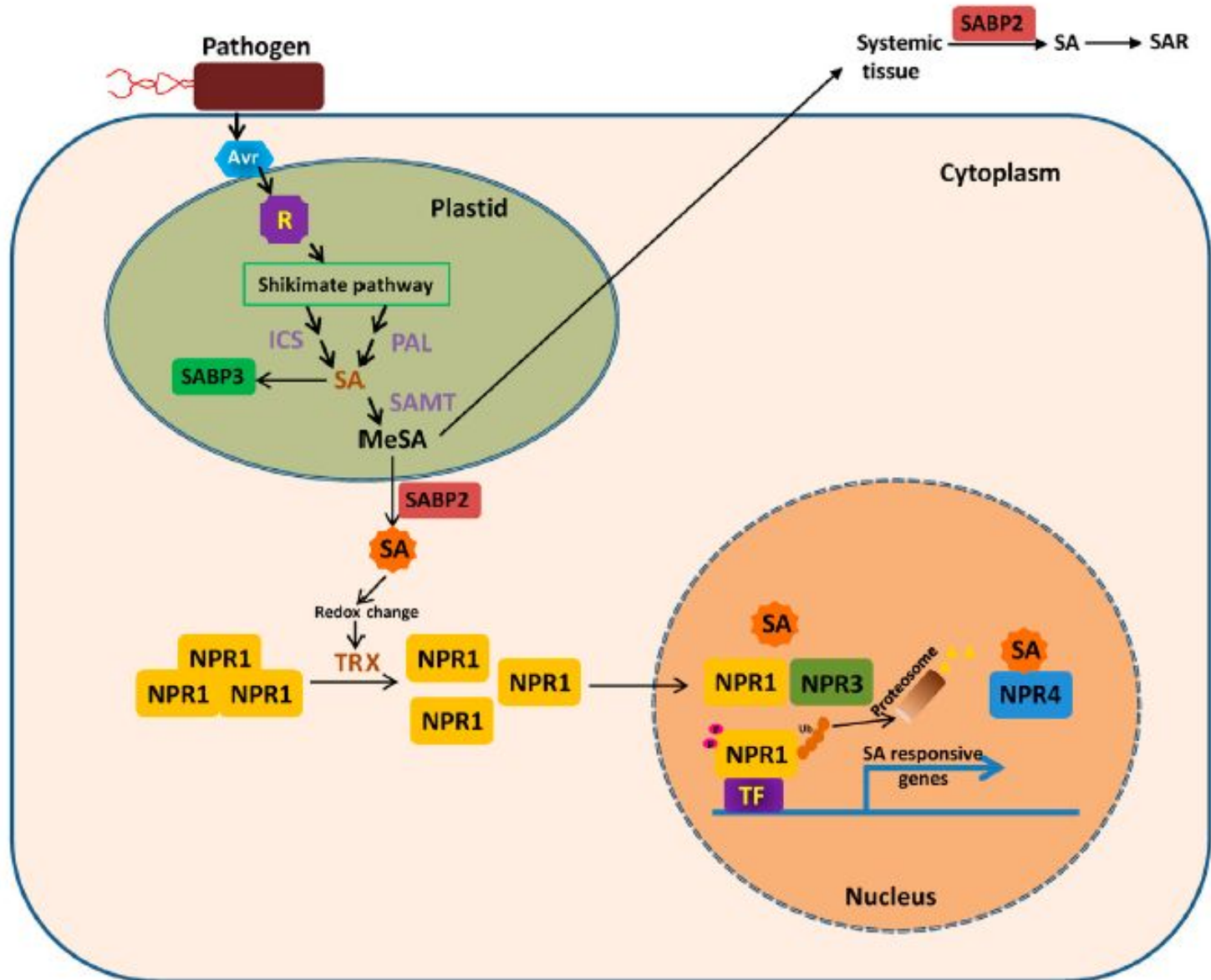


Схема передачи сигнала салициловой кислоты

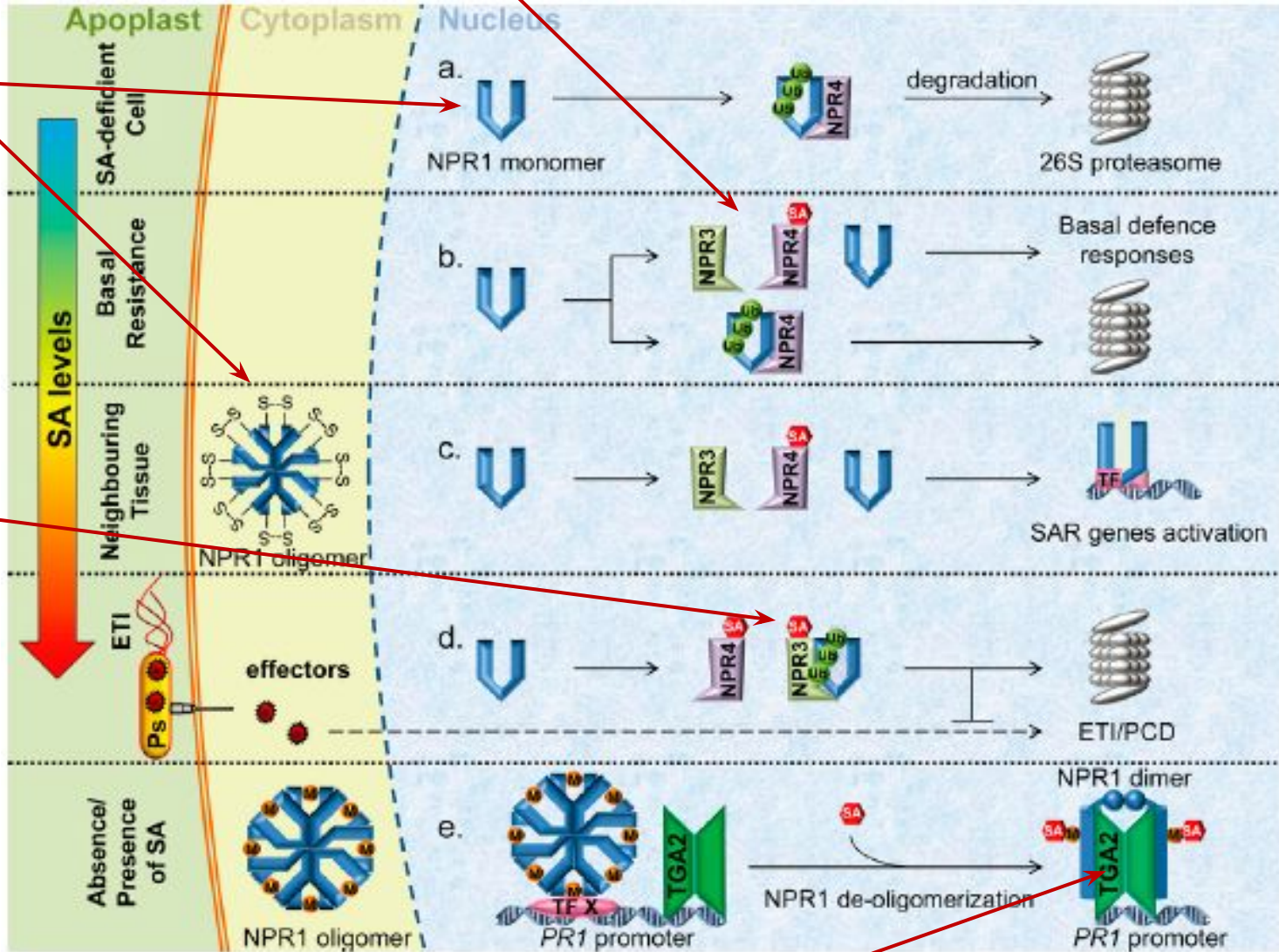


Предполагаемая схема сигналинга SA

NPR1 - коактиватор транскрипции, центральный регулятор иммунного ответа. Активен в виде моно- или димера, неактивен в виде олигомера. Мишень NPR3 и 4.

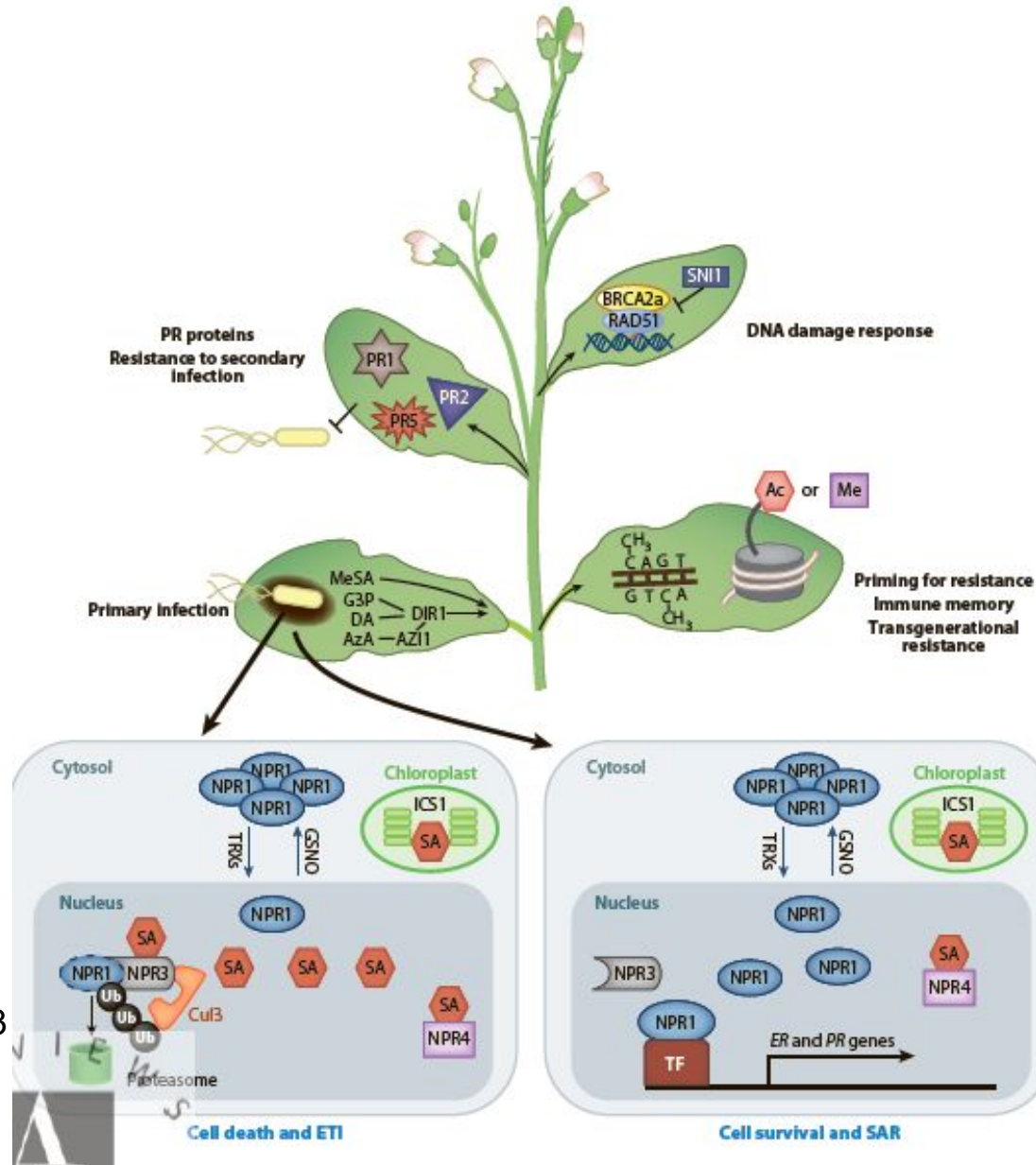
NPR3 –рецептор SA, субъединица UBQ-лигазы. При связывании SA, ее активность усиливается

NPR4 – рецептор SA, субъединица UBQ-лигазы. Теряет активность при связывании SA!



TGA2 – транскрипционный репрессор, который при связывании с NPR1 становится активатором

Роль рецепторов салициловой к-ты в развитии местного и системного иммунитета



Местный иммунитет (HR): кратковременное резкое повышение уровня SA, активация рецепторов NPR3 и NPR4, деградация ТФ NPR1, некроз

Системный иммунитет (SAR): долговременное небольшое повышение уровня SA, активация рецептора NPR4, активация ТФ NPR1, экспрессия «генов защиты»