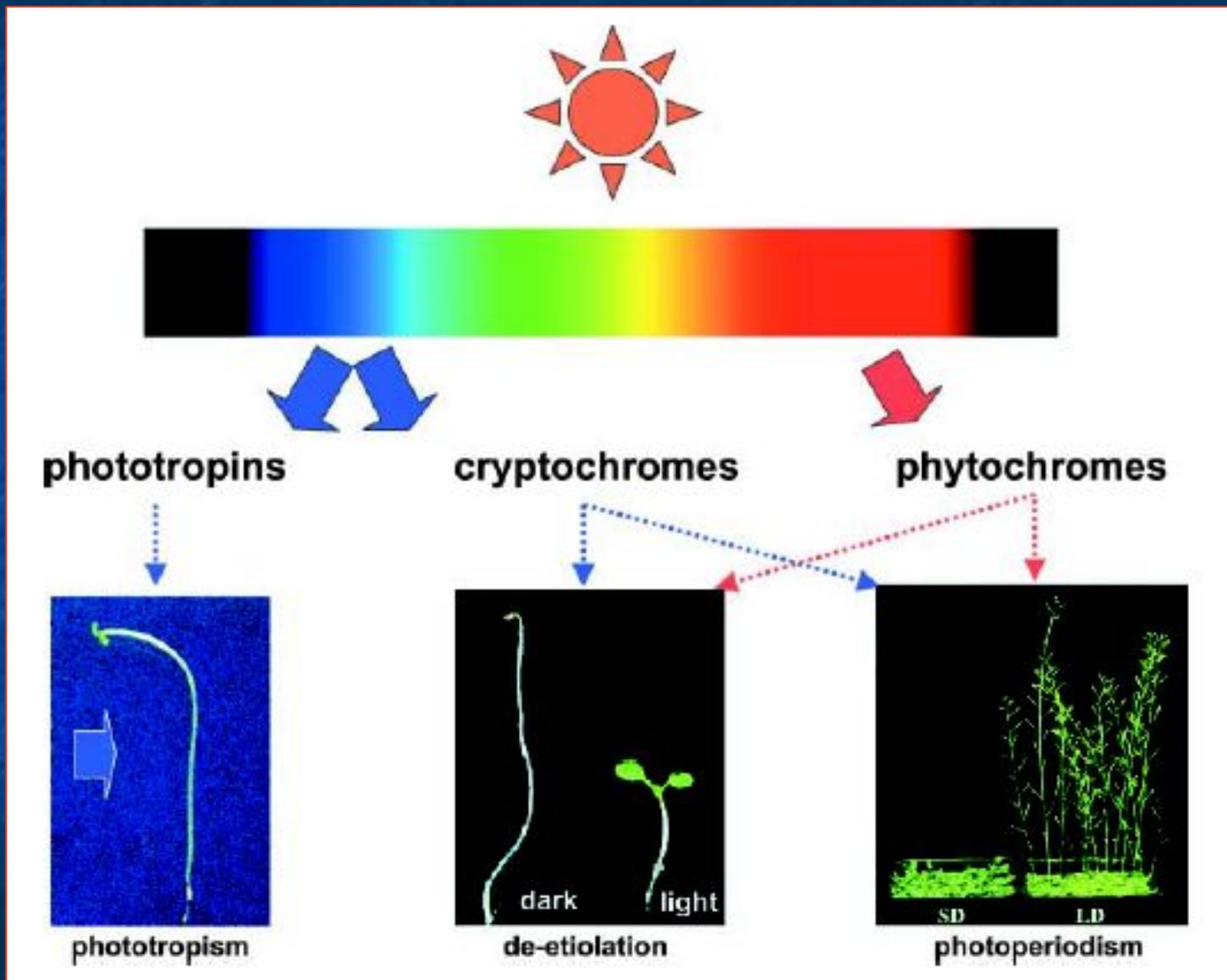
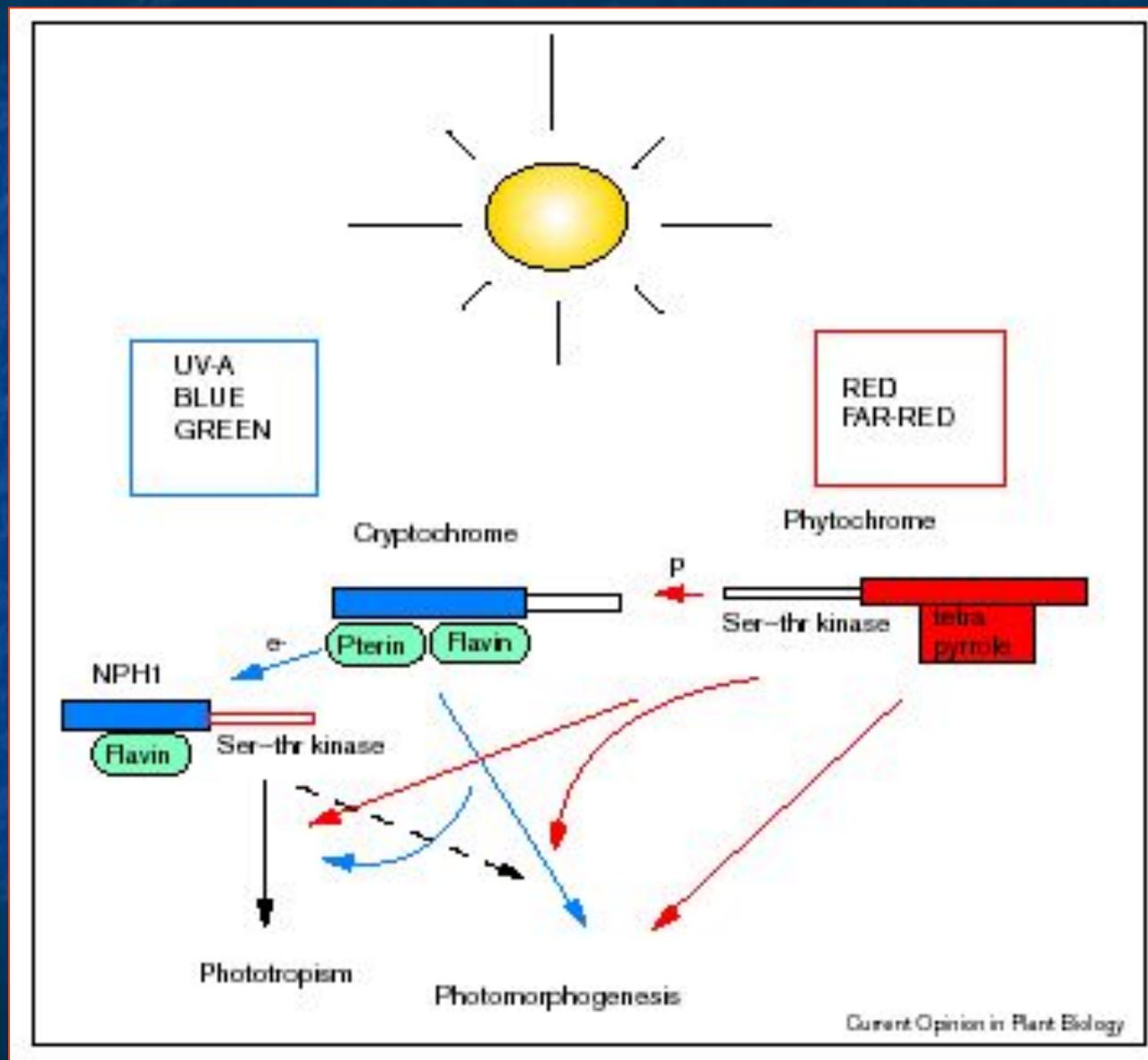


За рецепцию **красного** света отвечают фитохромы
синего криптохромы, фототропины и зеаксантин

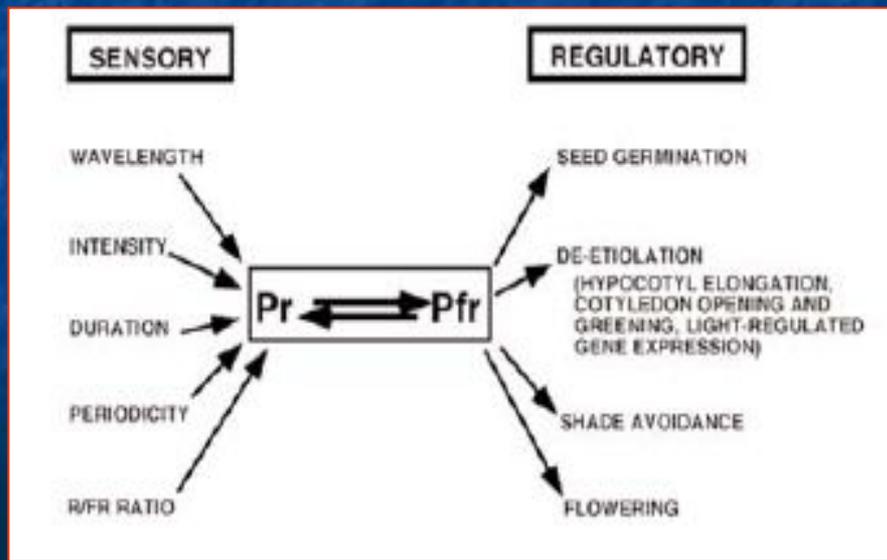
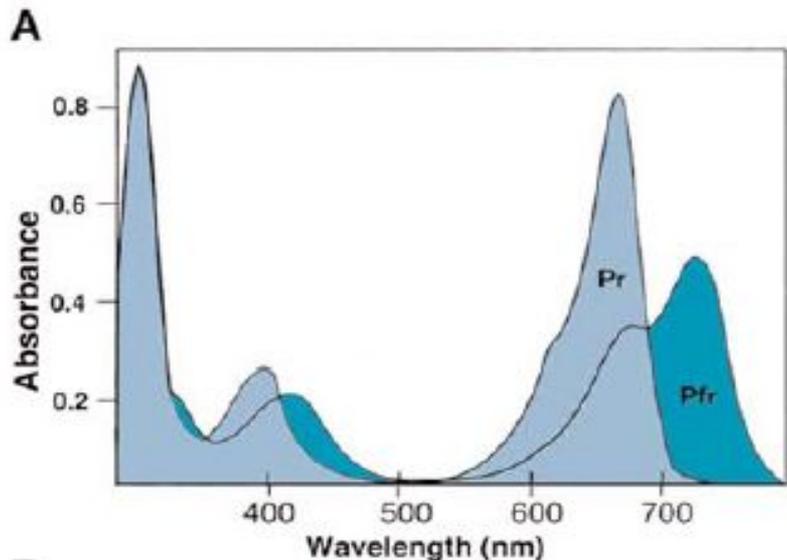
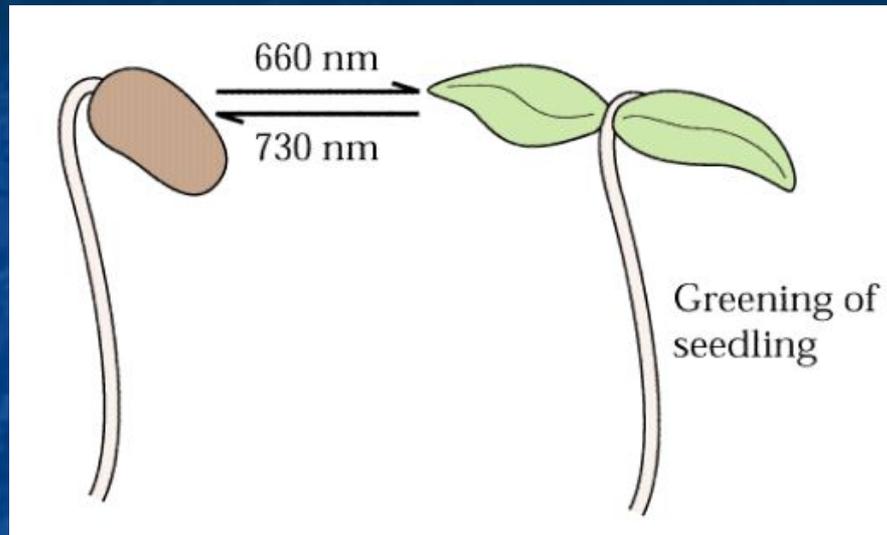
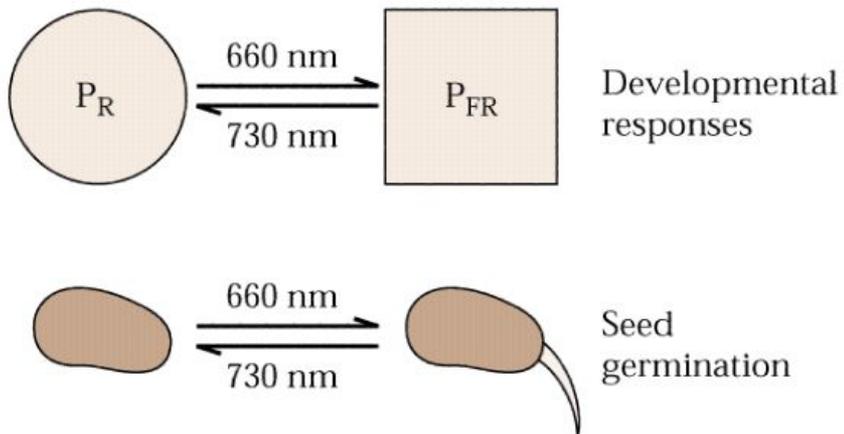


Системы фоторецепторов тесно взаимодействуют



Принцип работы фитохрома

(D) Phytochrome activities



Фотообращаемые эффекты фитохромов.

Покрытосеменные

салат-латук	семена	Стимуляция прорастания
овес	этиолированные проростки	Стимуляция дээтиоляции
горчица	проростки	Стимуляция формирования листовых примордиев, развития молодых листьев, синтез антоцианов
горох		Ингибирование удлинения междоузлий
дурнишник		Задержка цветения (регуляция фотопериодизма)

Голосеменные

Сосна		Стимуляция накопления хлорофилла
-------	--	----------------------------------

Pteridophytes

<i>Onoclea</i>		Активация роста
----------------	--	-----------------

Bryophytes

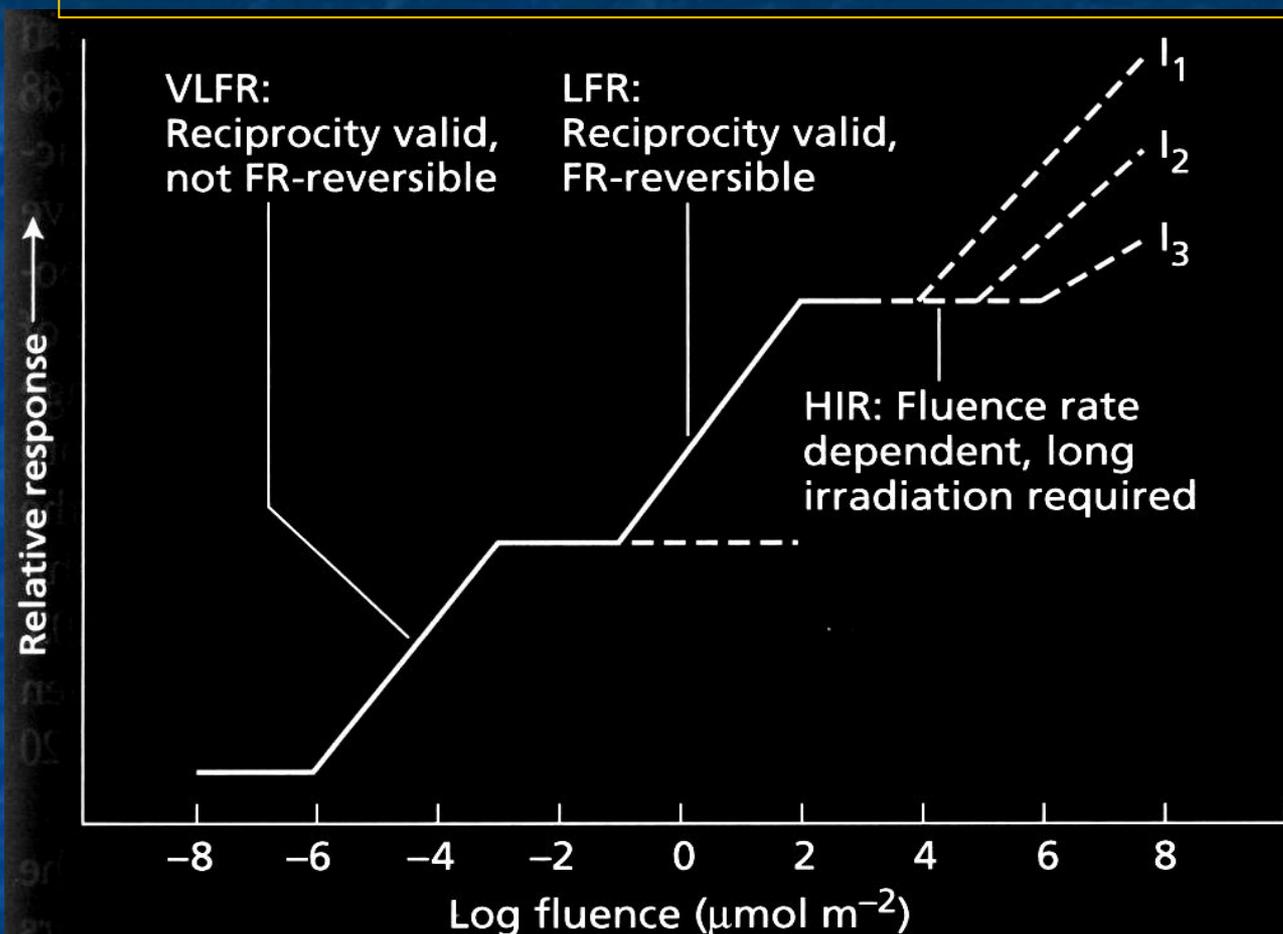
<i>Polytrichum</i>		Стимуляция размножения пластид
--------------------	--	--------------------------------

Chlorophytes

<i>Mougeotia</i>		Стимуляция ориентации хлоропластов
------------------	--	------------------------------------

по отношению к свету

Эффекты фитохромов можно разделить по их зависимости от интенсивности света



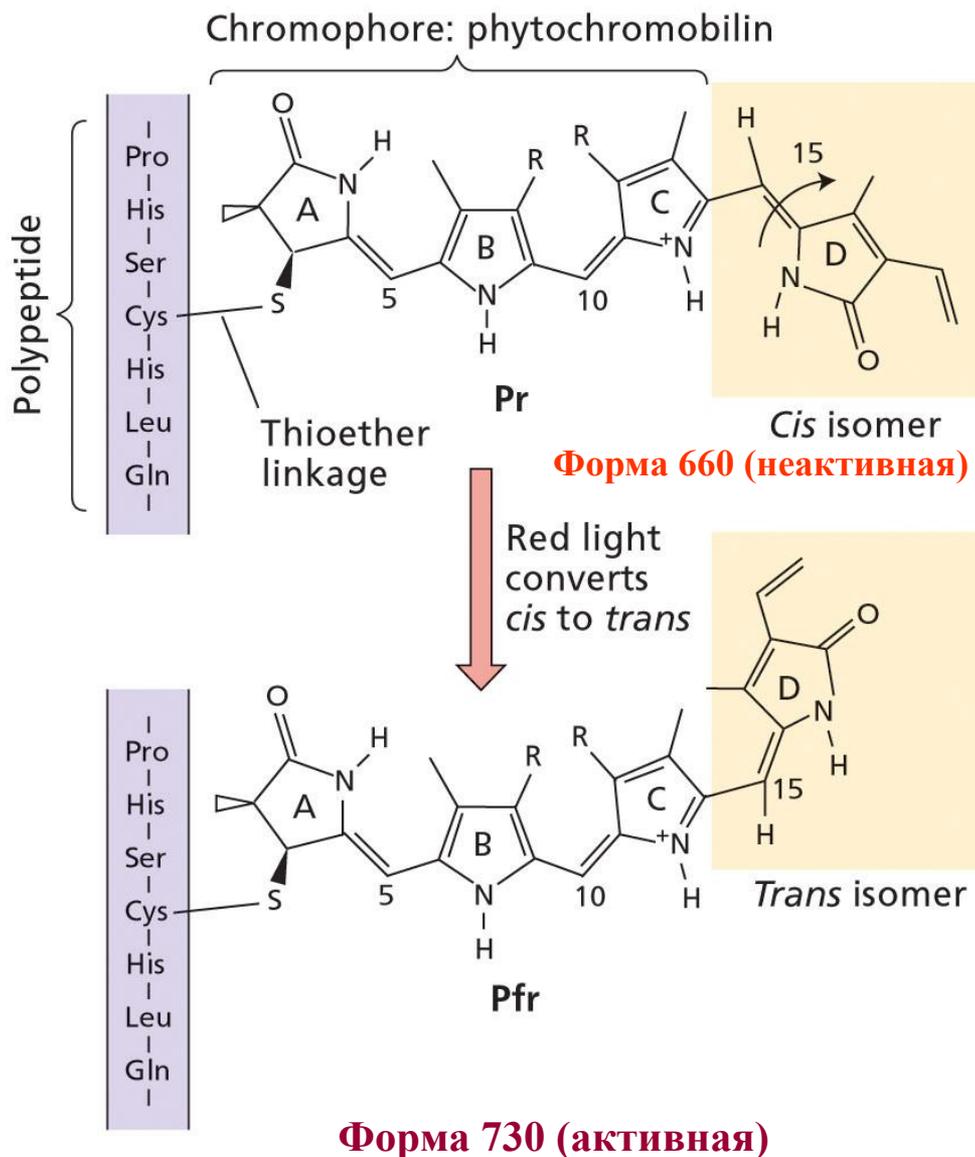
VLFR (very low fluence responses)
0,1 – 100 нмоль квантов/ м^2 ,
не «фотообращаема»

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

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

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

Фотоконверсия фитохрома – цис-транс изомерия под действием света.



Фитохром А: имеет две формы:

А' (80%, необратимо деградирует после перехода в активную форму) и А'' (15%).

А' имеет PEST- мотив (деградация). Фитохром А не имеет постоянного синтеза, отвечает за ответ на свет очень низкой интенсивности, переходит в активную форму и при действии ДКС.

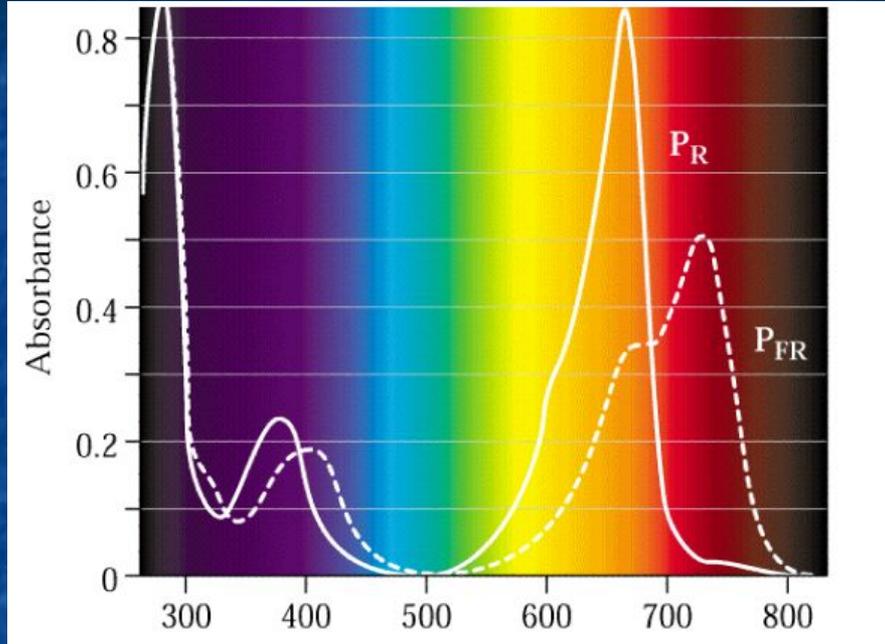
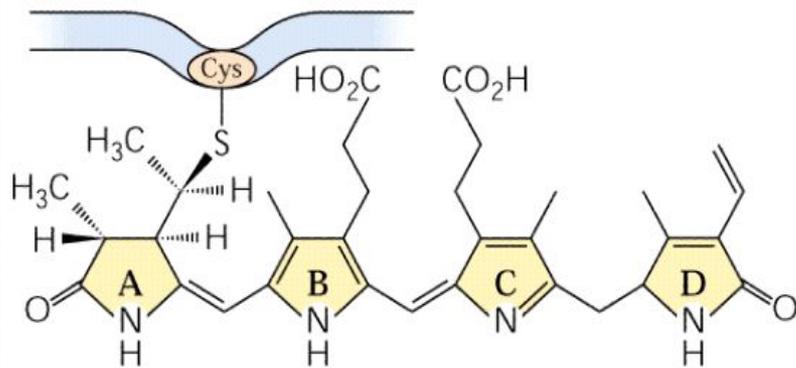
Функции: прораствание на ДКС, деэтиоляция (А') цветение при низкой интенсивности света (А'')

Фитохром В: синтезируется постоянно, время полураспада 100 часов. При низких количествах или в неактивной форме включает синтез фитохрома А. Реагирует на свет средней и высокой интенсивности.

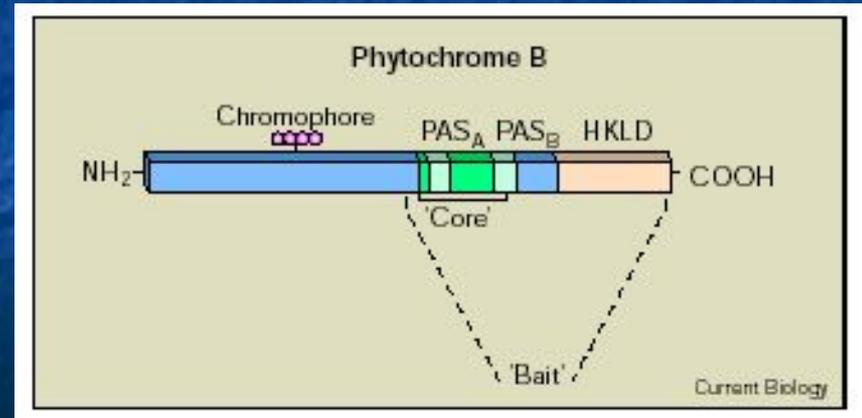
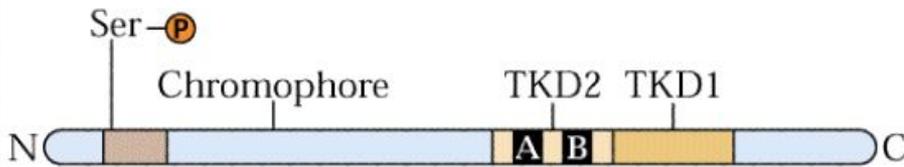
Функции: прораствание в темноте, деэтиоляция на красном свету, and-of-day-respons, цветение при высоких интенсивностях света.

Фитохром и спектры его поглощения

(A) Phytochrome chromophore



(B) Phytochrome protein



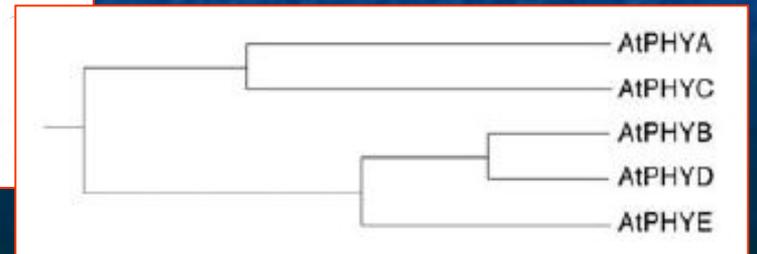
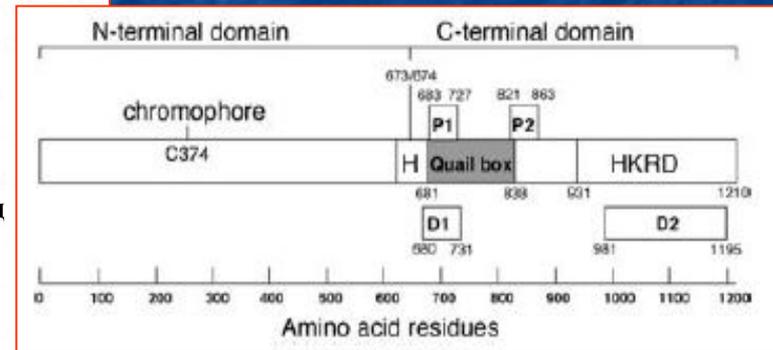
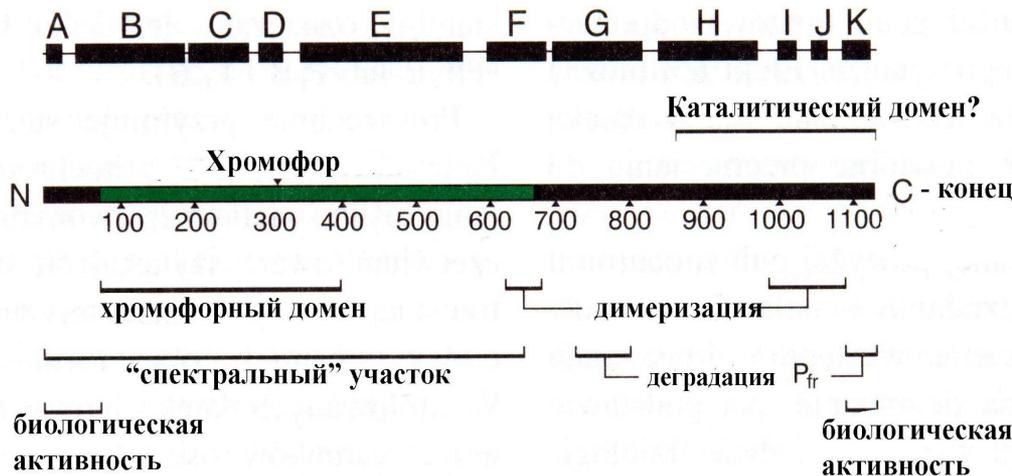
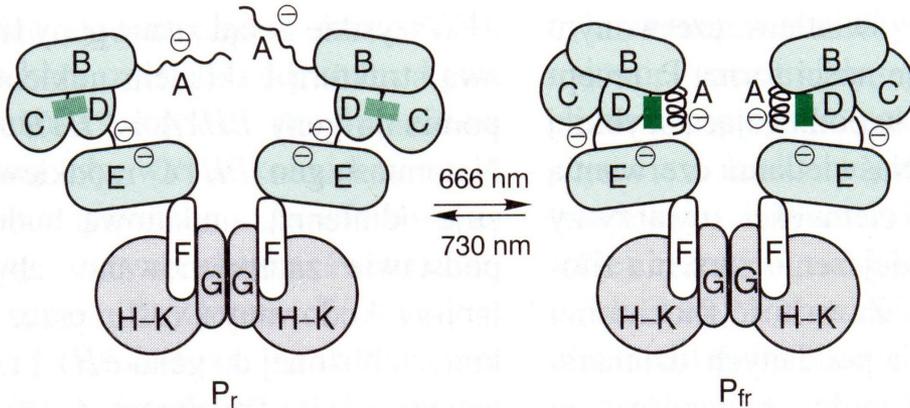
NB – фотостационарное состояние фитохрома

Структура апопротеина фитохрома

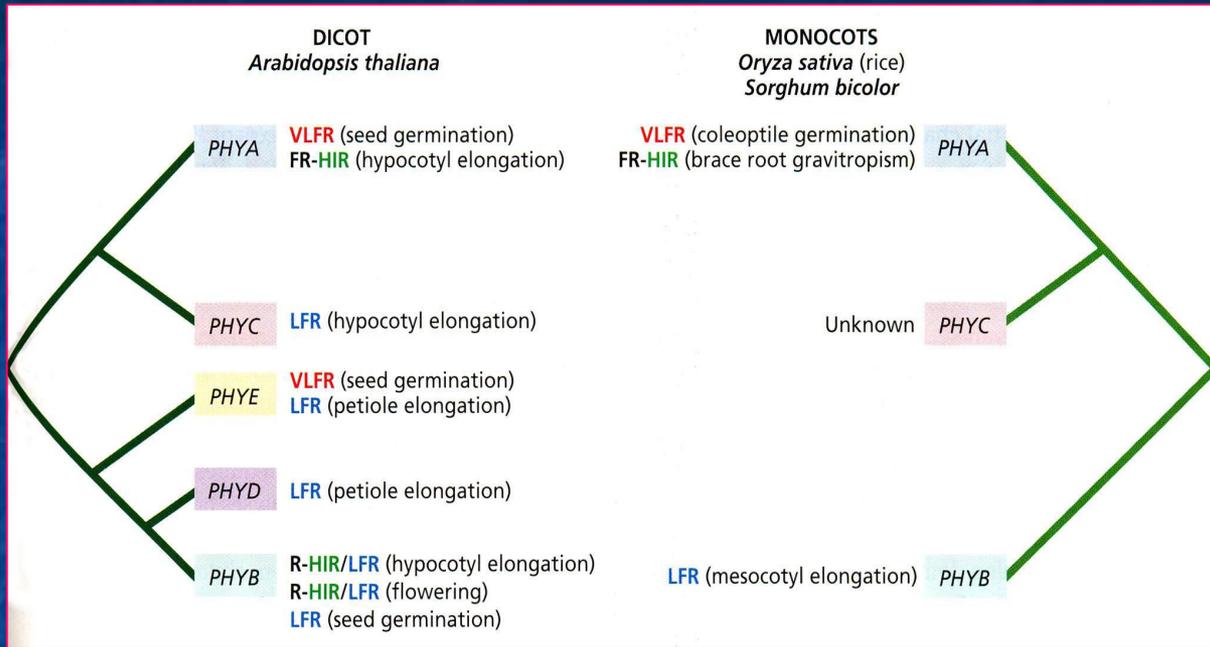
N-концевой фотосенсорный домен (CBD-chromophore binding domain) и C-концевой регуляторный домен соединены гибким участком (H).

C-концевой домен содержит консервативные участки:

- регуляторный центральный участок (Quail box)
- два участка димеризации (D1 и D2),
- два PAS домена (P1 and P2)
- гистидинкиназно-подобный домен (HKRD).

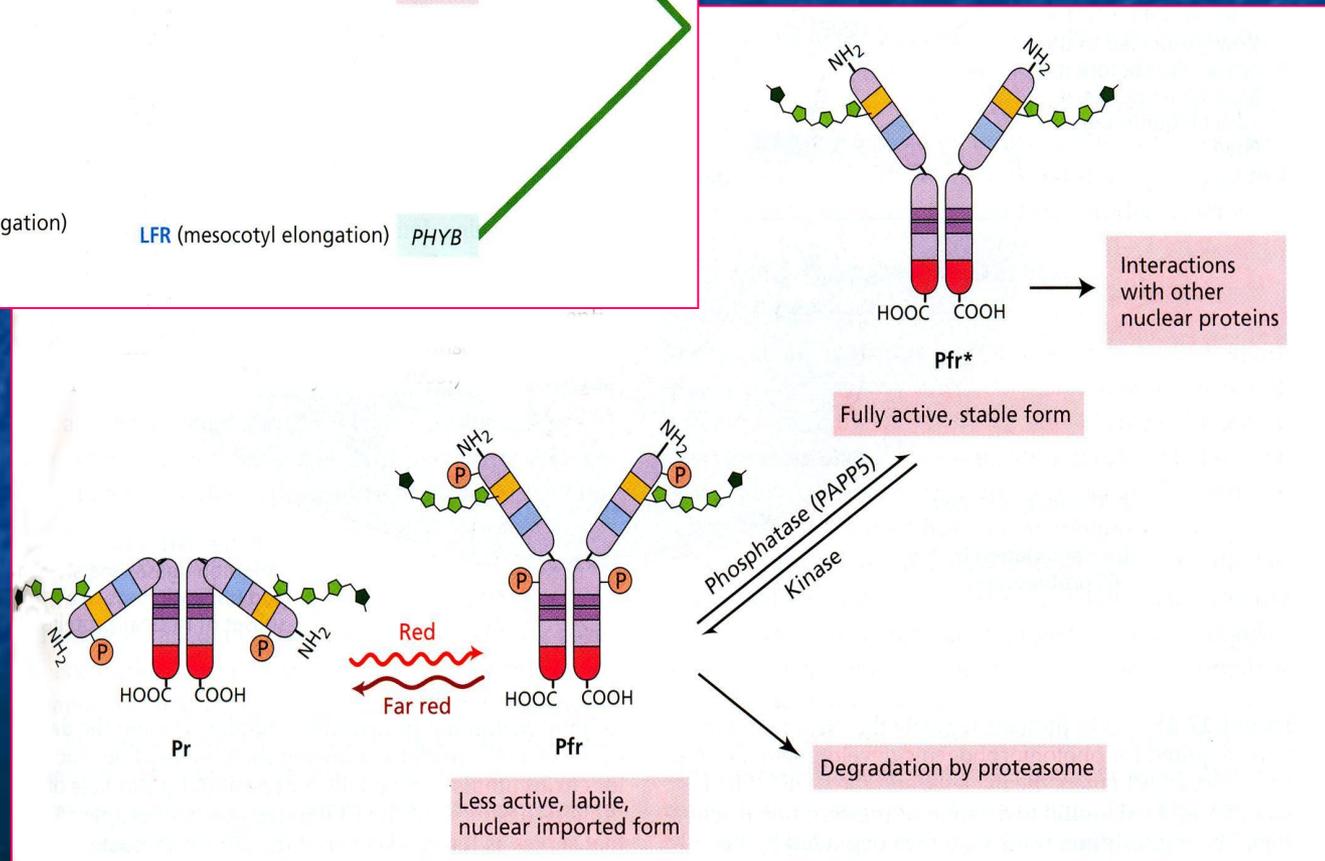


Фитохромов несколько, их активность регулируется фосфорилированием

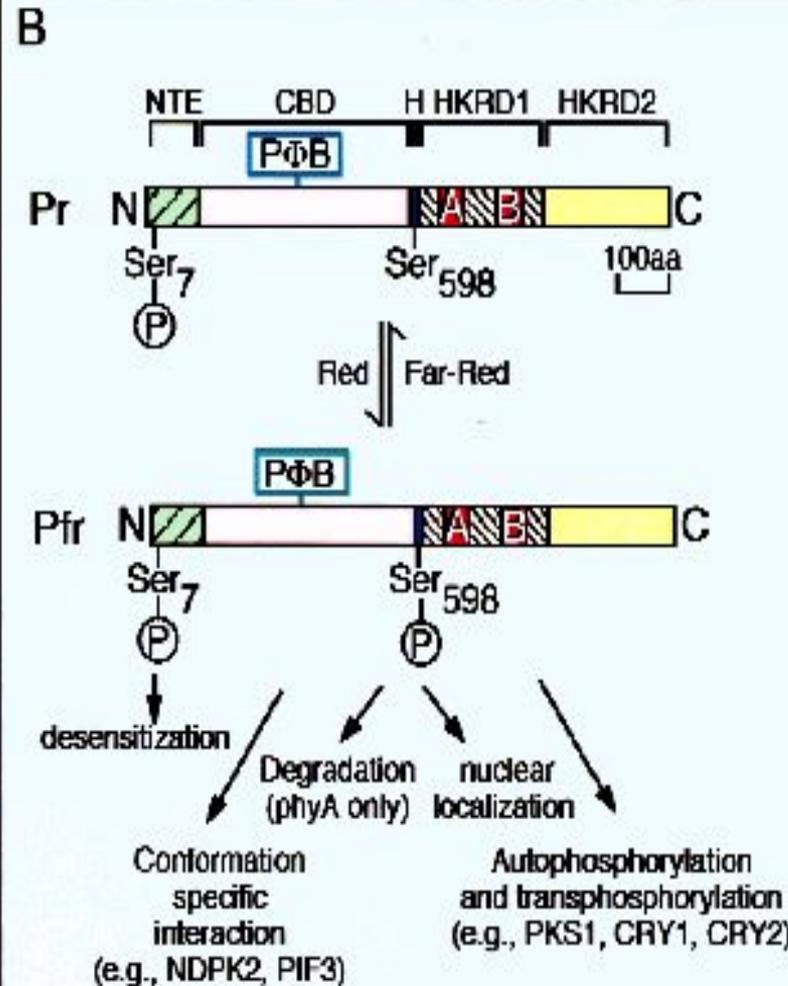
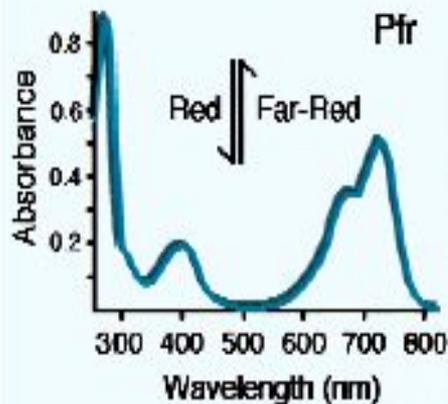
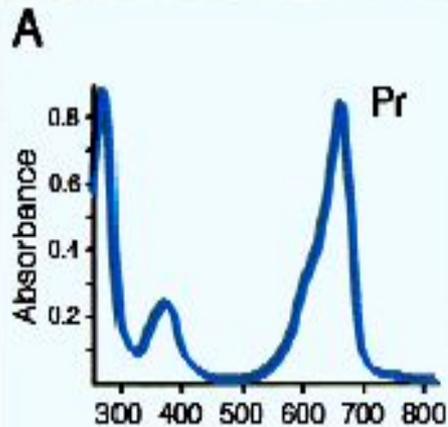


Две группы фитохромов – светочувствительные (А и С) и светостабильные (В, D, Е). Главные – PhyА и PhyВ. Разные фитохромы отвечают за разные реакции....

Вслед за активированием красным светом, активность фитохромов регулируется в зависимости от качества и интенсивности света фитохром-ассоциированной фосфатазой PAPP5 и неидентифицированной киназой.



Фитохромы – основная система фоторецепторов клетки



Свойства фитохромов модифицируются светом.

A. Спектр поглощения *phyA* овса в Pr и Pfr формах

B. Схема строения фитохромов в Pr и Pfr формах:

NTE amino-terminal extension;

CBD - chromophore binding domain;

PfB - phytochromobilin;

H - hinge region;

HKRD1 - histidine kinase-related domain 1;

HKRD2 - histidine kinase domain 2;

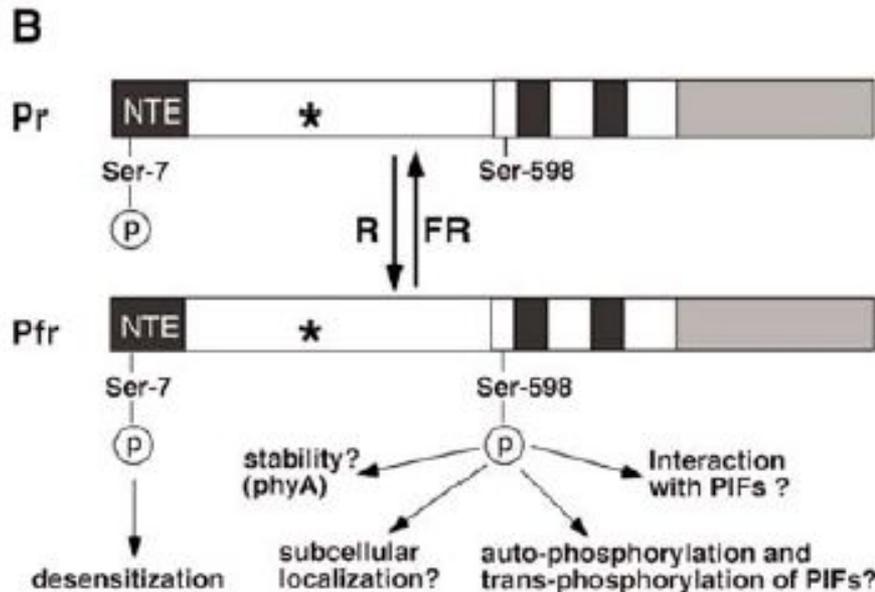
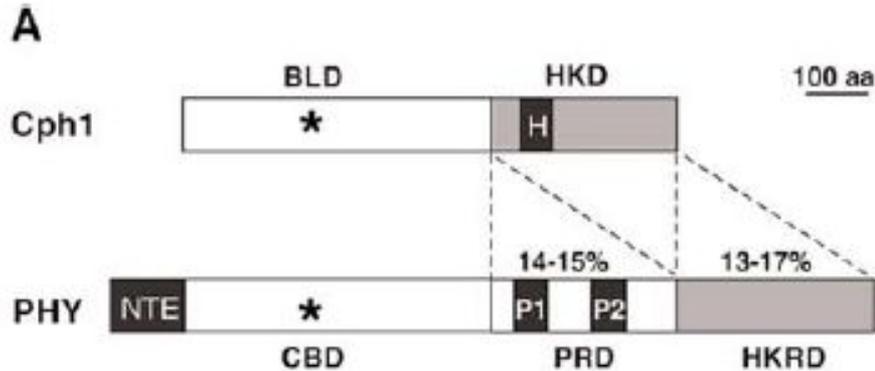
A,B - PAS домены

Показаны некоторые свойства фитохромов, регулируемые светом.

Важно: *phyB*

транслоцируется в ядро в активной форме Pfr, тогда как *phyA* может находиться в ядре в обеих формах - Pr и Pfr

Откуда взялся фитохром?



A. Консервативные участки фитохромов цианобактерий (Cph1) и *Arabidopsis*.

Консервативный остаток цистеина для связывания хромофора отмечен (*).

HKD: histidine kinase domain;

PRD: PAS related domain;

HKRD: histidine kinase related domain.

H – фосфорилируемый гистидин в гистидинкиназном домене бактериального фитохрома.

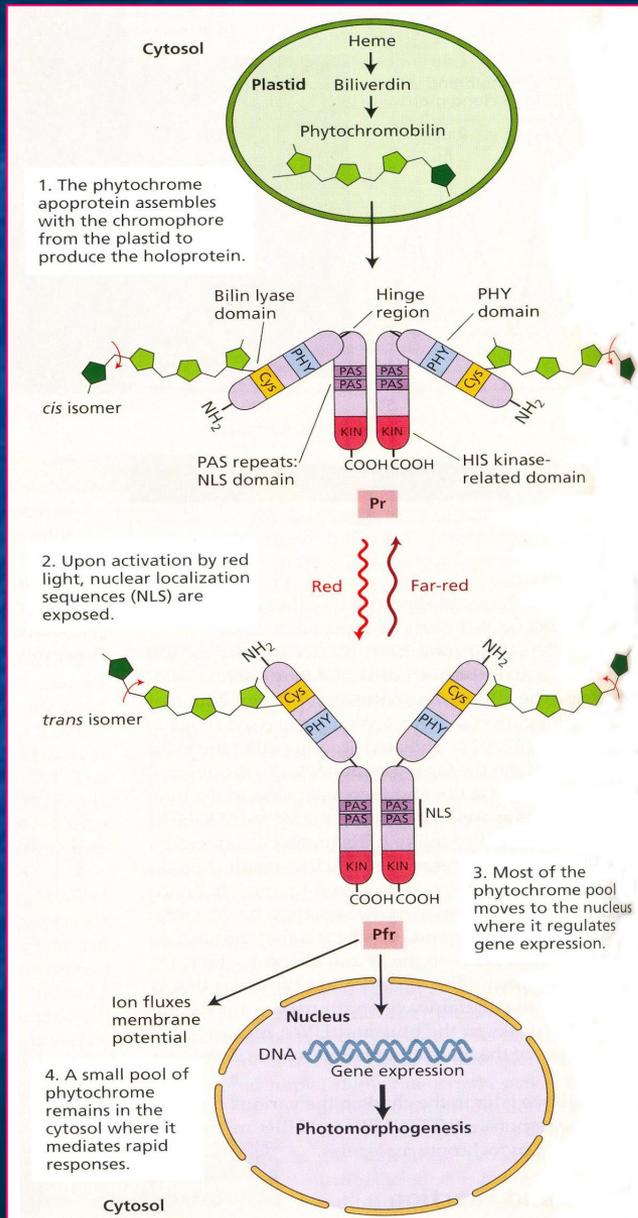
Отмечен процент совпадения последовательности аминокислот в HKD у Cph1 и PRD и HKRD у *Arabidopsis*

Фитохром *Arabidopsis* имеет дополнительный N-концевой фрагмент.

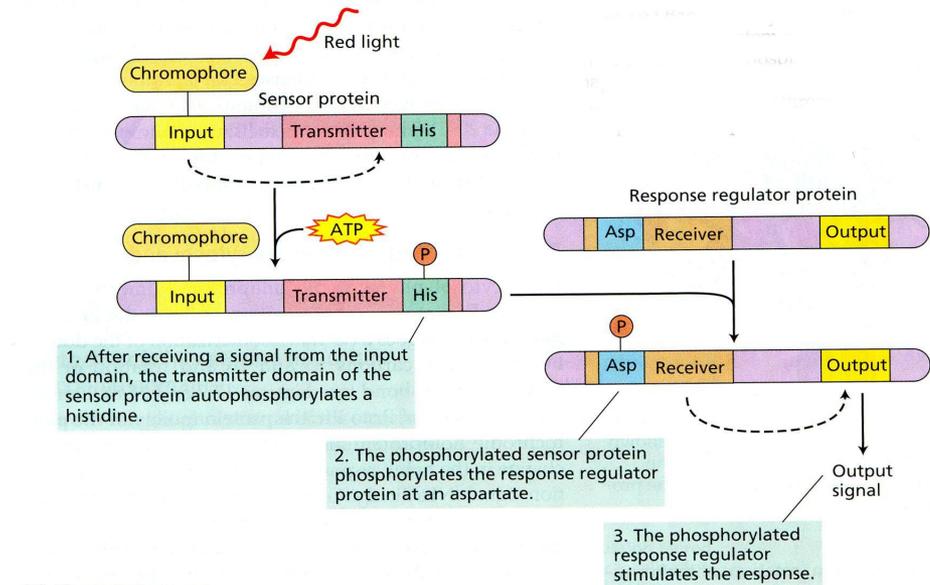
B. Предполагаемая роль киназной активности фитохрома *Arabidopsis*.

Свет запускает киназную активность фитохрома, которая может приводить как к автофосфорилированию фитохрома, так и к трансфосфорилированию взаимодействующих с ним белков (**PIFs - phytochrom-interactiong factors**) В свою очередь, эти фосфорилирования могут приводить к изменению стабильности самого фоторецептора в случае phyA, субклеточной локализации фитохромов, их способности к взаимодействию с PIFs а также к активации других сигнальных молекул.

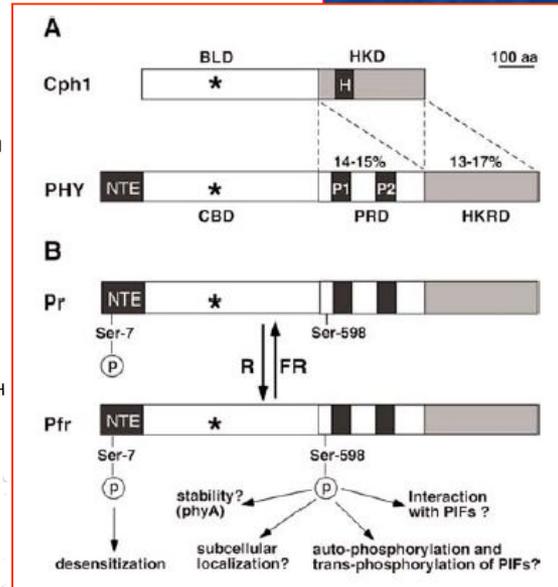
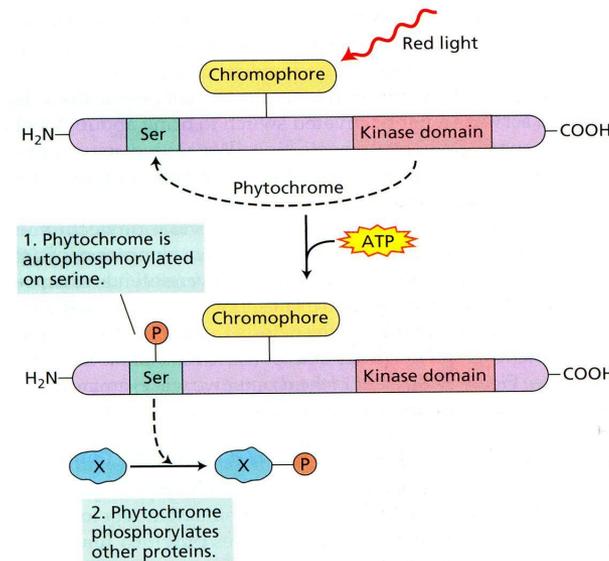
Фитохромы высших растений – серин-треониновая киназа, цианобактерий – гистидинкиназа...



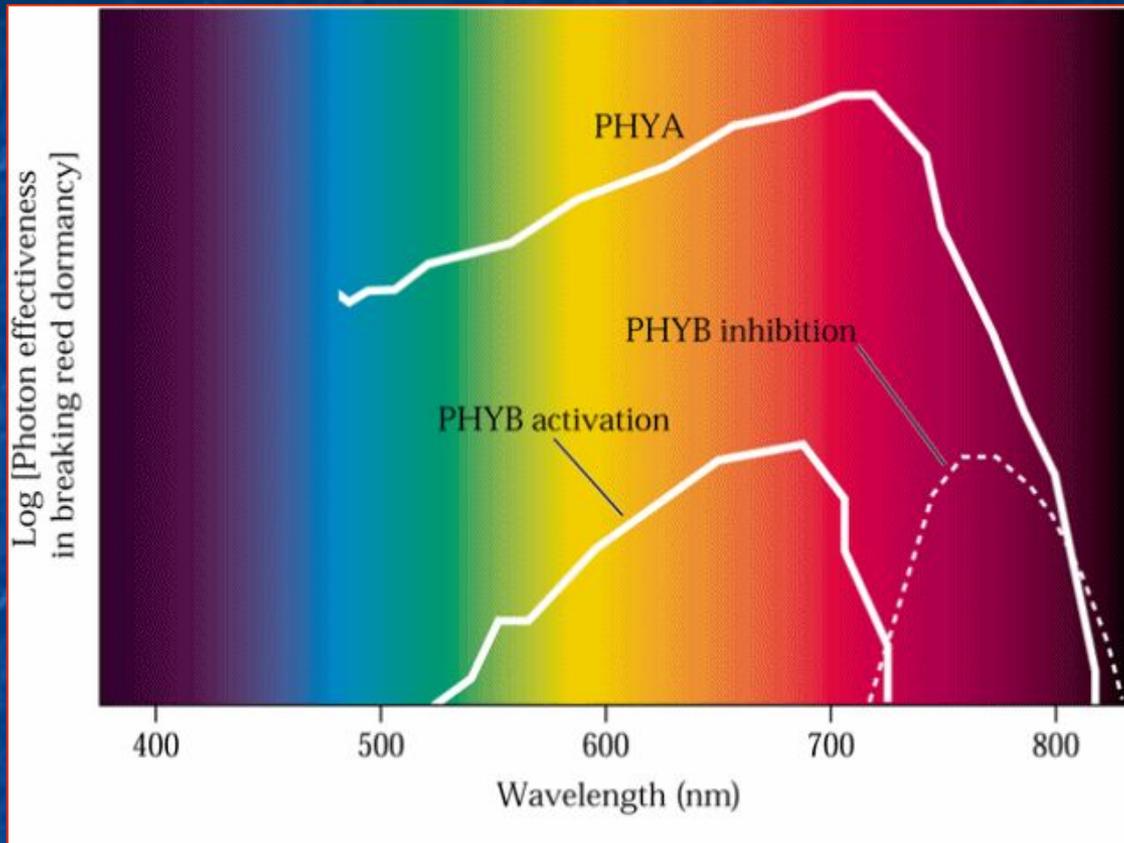
(A) Bacterial phytochrome



(B) Plant phytochrome



Спектры поглощения фитохромов А и В



Соотношение красного и дальнего красного света в разных условиях

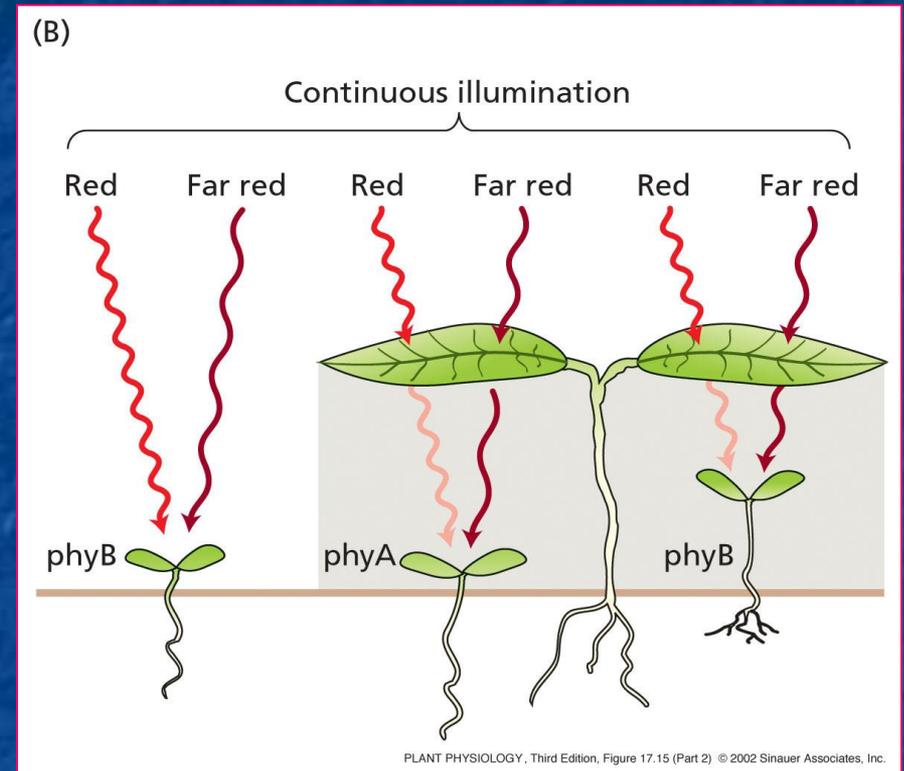
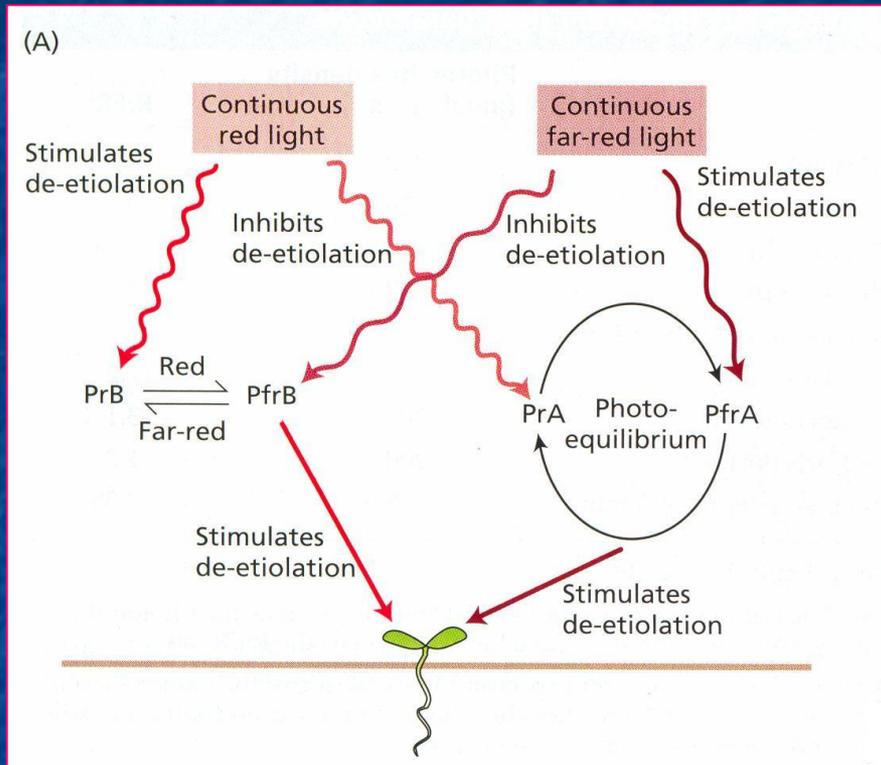
	R/Fr
Дневной свет	1.19
Сумерки	0,7 – 0,9
Полог леса	0,2 – 0,7
Вода (1м)	1,2 - 17

Строго обратимую реакцию имеет **фитохром В - PhyB**

Основная часть фитохрома А не имеет обратимой активации ДК и К светом.

PhyA может превращаться в активную форму Pfr под действием ДК...

Фитохромы А и В часто «играют» как антогонисты...



Разница в работе фитохромов А и В объясняется разницей в их «чувствительности», разным уровнем фотостационарного состояния, возможностью деградации фитохрома А...

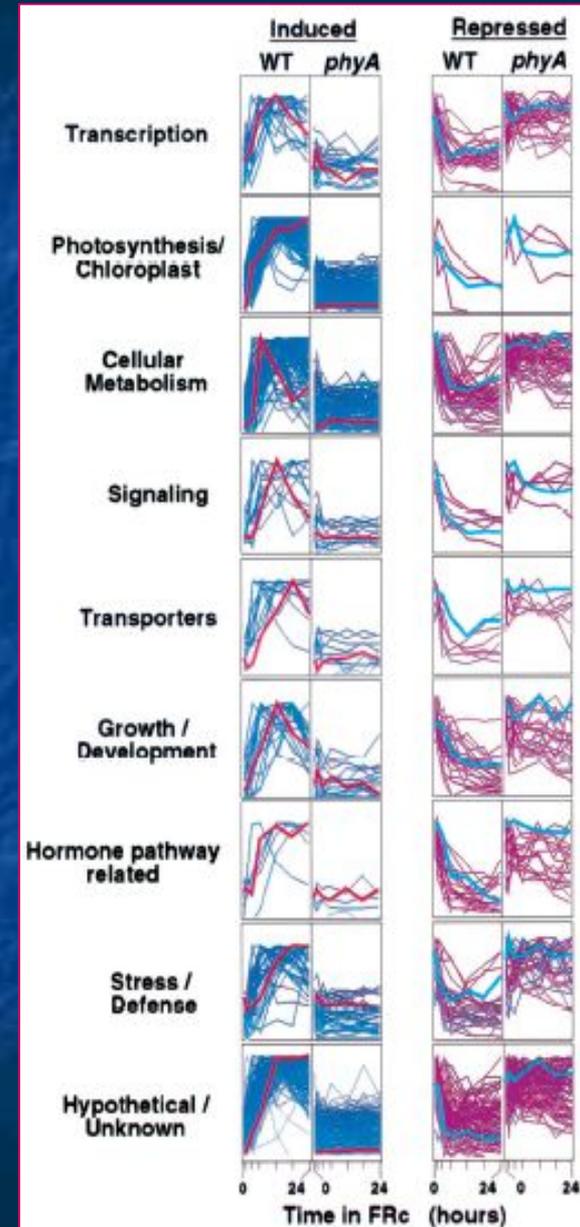
Фитохром А регулирует около 10% генов арабидопсиса

Table 1. Number of *phyA*-regulated genes categorized by functional class and temporal expression pattern

Functional classification	Early-response genes (1 h)		Late-response genes (3–24 h)		Total
	Induced	Repressed	Induced	Repressed	
Transcription (Tx)	18	3	20	29	70
Photosynthesis/Chloroplast (P/C)	7	0	115	4	126
Cellular Metabolism (CM)	5	0	93	54	152
Signaling (S)	4	0	13	8	25
Transporters (Tr)	6	0	11	8	25
Growth and Development (G/D)	0	2	18	25	45
Hormone-pathway related (H)	1	0	6	20	27
Stress/Defense (S/D)	2	0	32	30	64
Hypothetical/Unknown (H/U)	13	1	178	86	278
Totals	56	6	486	264	812

Genes represented on the microarray whose mRNA abundance was either increased (induced) or decreased (repressed) 2-fold or more under *phyA* control within 1 h (early) or between 3 and 24 h (late) of the start of FRc irradiation were scored and classified into the broad functional categories shown, according to established or putative function in the plant.

Всего исследовали активность 8 200 генов – около трети всех генов арабидопсиса



Сигналинг фитохромов. Общие положения

Два типа ответов – быстрые (секунды) и «глобальные».

Быстрые ответы связаны с потоком ионов через мембраны. Скорее всего вторичный мессенджер – Ca^{++}

Глобальные связаны с регуляцией экспрессии генов.

В цитозоле:

Киназы PKS1 (Phytochrome kinase substrate 1), усиливает VLFR PhyA,

NDPK2 (nukleoside diphosphate kinase 2). Ее ассоциация с phyA усиливает конверсию GDP в GTP.

PAPP5 – фосфатаза, дефоссофорирует Ser₇ и Ser₂₉₈, делая PhyA активным и стабильным..

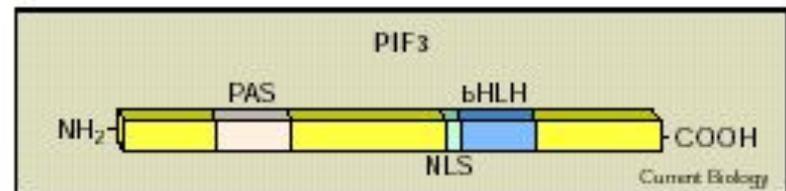
В ядре :

PIF – phytochrom-interactiong factors. **PIF3** – трансфактор, который взаимодействует как с PhyA так и с PhyB.

Трансфакторы **HFR1, HY5, LAF1**.

Белки генов COP (constitutiv photomorphogenesis), **DET** (de-etiolated), **FUSCA** (накопление антоцианов). Они – компоненты COP/DAT/FUS комплекса деградации белков. COP1 – кодирует E3 лигазу убиквитинового комплекса.

Figure 2



Structural features of the PIF3 protein, depicting the locations of the PAS-like domain, the nuclear localisation signal (NLS) and the basic helix-loop-helix (bHLH) domain.

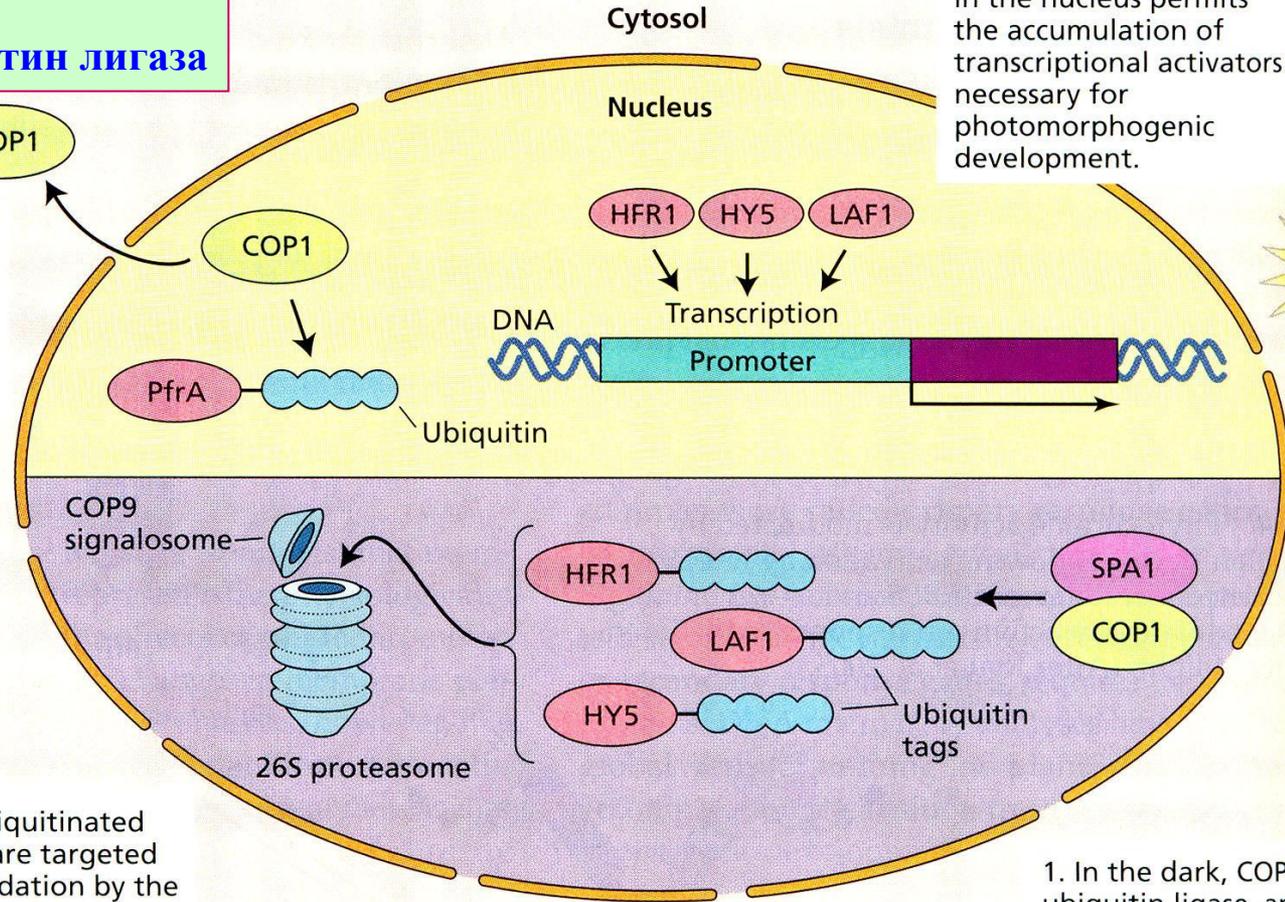
В сигналинге фитохромов важную роль играет убиквитирование трансфакторов и их развал в протеасоме.

COP1 – это спец. E3-убиквитин лигаза

3. In the light, COP1 is slowly exported to the cytosol, but before it leaves the nucleus, it adds ubiquitin tags to PfrA.

2. The ubiquitinated proteins are targeted for degradation by the 26S proteasome.

4. The absence of COP1 in the nucleus permits the accumulation of transcriptional activators necessary for photomorphogenic development.



1. In the dark, COP1, an E3 ubiquitin ligase, and SPA1 add ubiquitin tags to a subset of nuclear proteins.

Схема сигналинга фитохрома В

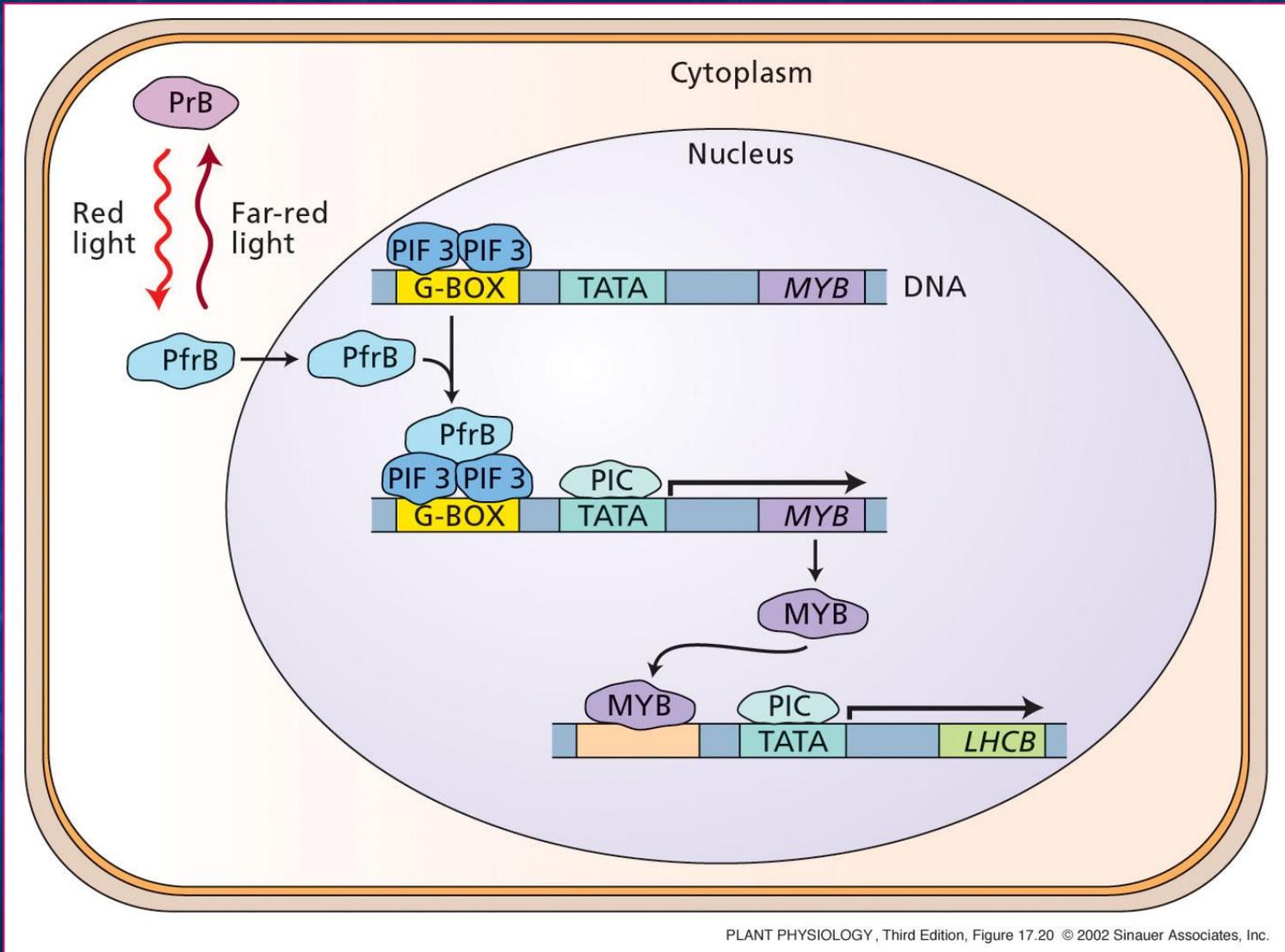


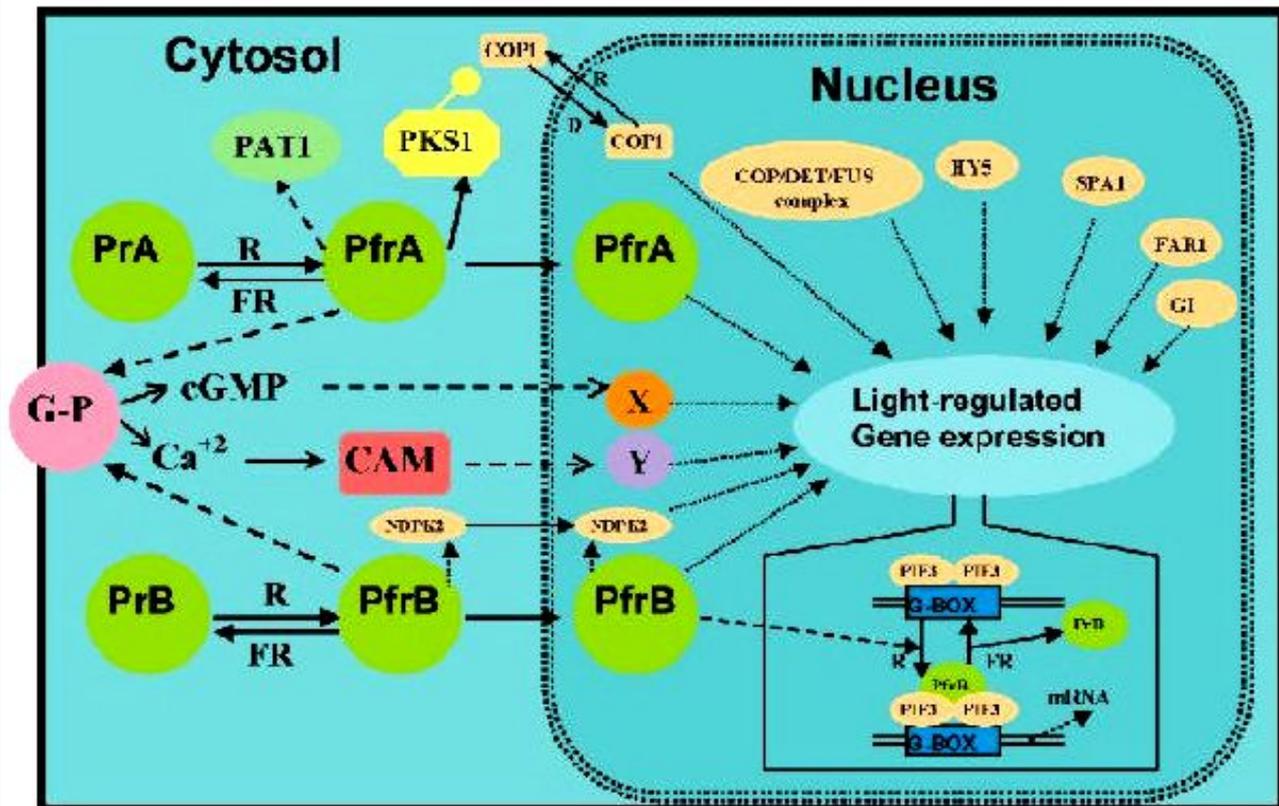
Схема возможных путей трансдукции сигнала от фитохромов

В цитозоле.

Красный свет (R) переводит Pr в форму Pfr и вызывает перемещение Pfr фитохрома A или B из цитозоля в ядро.

Образование Pfr также сопровождается автофосфорилированием фитохрома и трансфосфорилирование PKS1 в цитозоле.

Pfr вызывает активацию G-белков и повышает уровень cGMP и Ca²⁺, которые участвуют в регуляции транскрипции светорегулируемых генов.



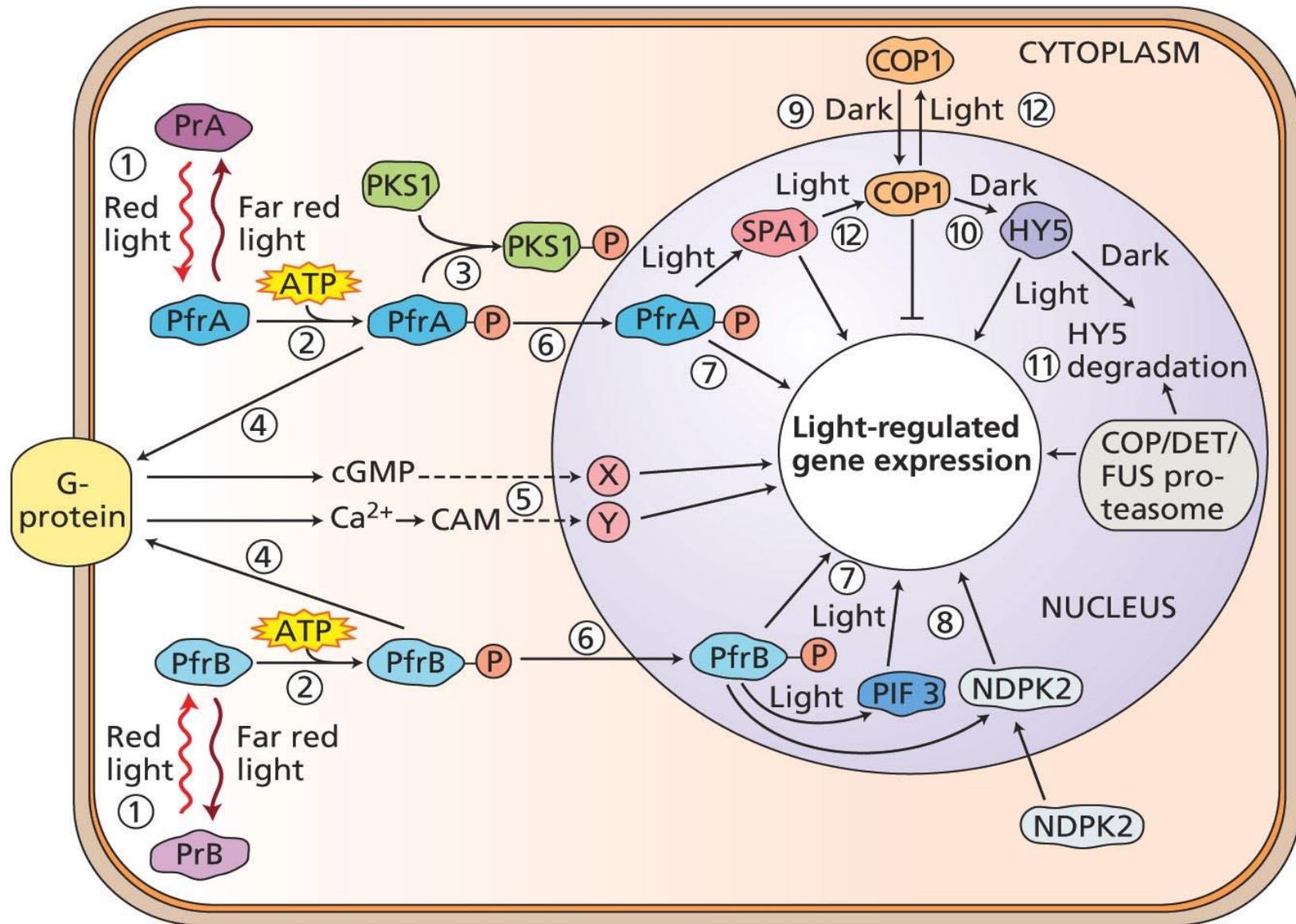
2. В ядре.

Фитохром A или B в ядре могут регулировать активность генов непосредственно или взаимодействуя с ядерными белками типа SPA1, FAR1, GI и PIF3. Регулирование также может происходить за счет уровня COPI1, регулирующих протеолиз трансфакторов типа HY5. В темноте COPI1 с помощью COP/DET/FUS комплекса вызывает протеолиз HY5. Свет инактивирует COPI1 белок и вызывает его перемещение из ядра в цитозоль, разрушая COP/DET/FUS протеасомный комплекс.

Фитохром B в ядре взаимодействует с трансфактором PIF3, связывающегося с G-боксом в промоторах светорегулируемых генов. PfrB-PIF3 комплекс активизирует/подавляет транскрипцию этих генов.

Дальний красный свет возвращает фитохром B в форму PrB, вызывая его отделение от PIF3 комплекса, что изменяет транскрипцию генов.

То же, но в картинках...



Рецепторы синего света 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

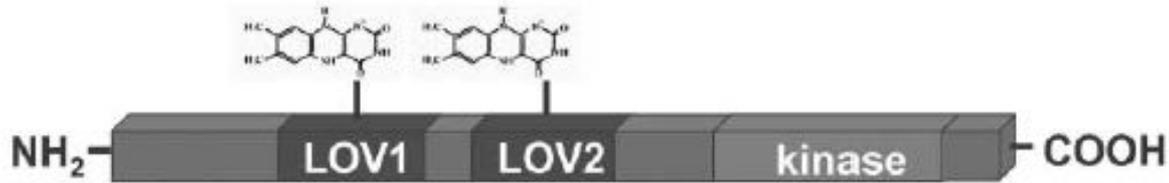
Синтез Рубиско

Синтез флавоноидов и антоцианов

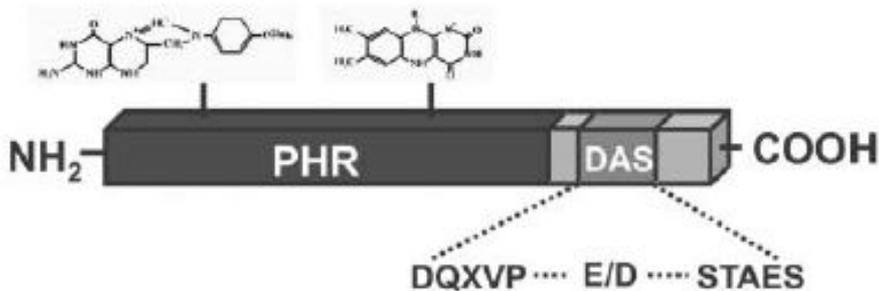
Система криптохрома
включена в регуляцию цветения

Структура фототропина и криптохрома.

phototropin



cryptochrome



Фототропины:

мембранносвязанные Ser-Thr-киназы.
120 kDa. В плазмалемме.

Криптохромы:

Cry1 – 190 а-к,
в темноте в ядре, на свету
– в цитозоле
Cry2 – 120 а-к. Постоянно
в ядре.

PHR – photolyase related domain

LOV - light, oxygen, voltage domains (PAS-domains). Связывают флавин и участвуют в белок-белковых взаимодействиях

DAS domain:

DQXVP-acidic-STAES
птерин, флавин (ФМН)

Фототропины участвуют в регуляции разных фотодвижений

- Изгибание колеоптиля
- Движение хлоропластов
- Открывание устьиц

Фототропины влияют на экспрессию ауксин-зависимых генов

Одна из мишеней фототропинов (ARF7) - транскрипционный фактор из системы ответа на ауксин. Мутанты по этому гену имеют нарушенный фототропизм, а также нарушенный гравитропический ответ и экспрессию ауксин-регулируемых генов.

У *Arabidopsis* работают два фототропина с разной чувствительностью – Phot1 (высокочувствительный) и Phot2 – низкочувствительный.

Перераспределения ауксина, по-видимому, регулируется одинаково у разных тропизмов. Различия в экспрессии белков, отвечающих на ауксин.

Фототропин-Phy3 – «гибридный» фоторецептор *Adiantum*.

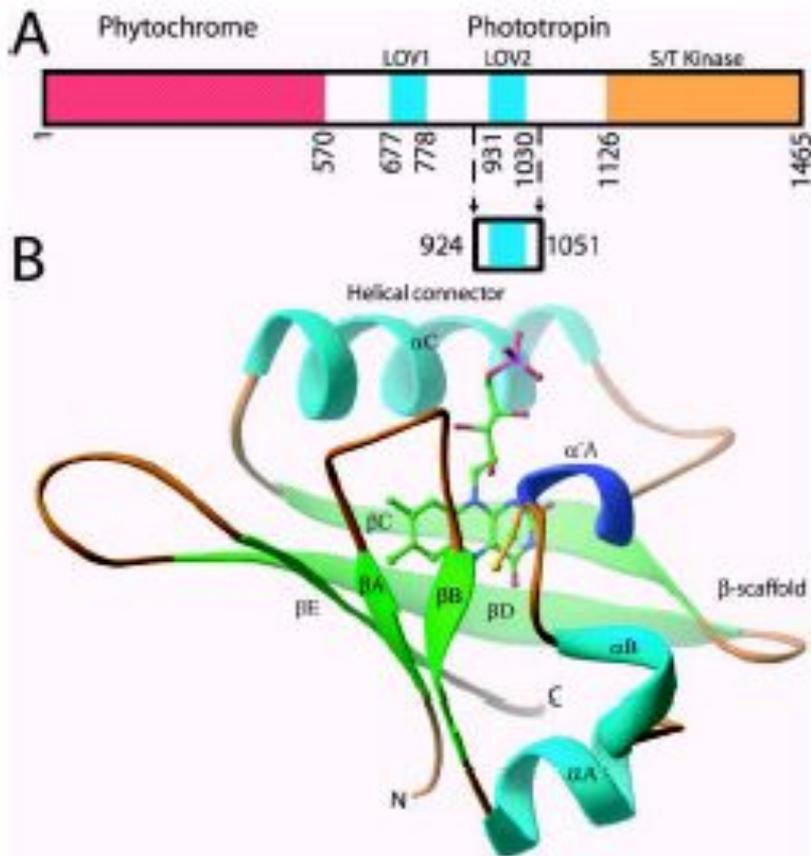


Fig. 1. *Adiantum* phy3 domain and LOV2 structures. (A) *Adiantum* phy3 domain structure showing the N-terminal phytochrome chromophore domain bound to a phototropin. Residues forming the LOV2 construct are marked by arrows. (B) Ribbon diagram of the phy3 LOV2 structure. The FMN cofactor is shown in the chromophore-binding pocket of LOV2 and is colored by elements: carbon, green; nitrogen, blue; oxygen, red; phosphorus, pink. C966 is at the N terminus of αA and is colored yellow.

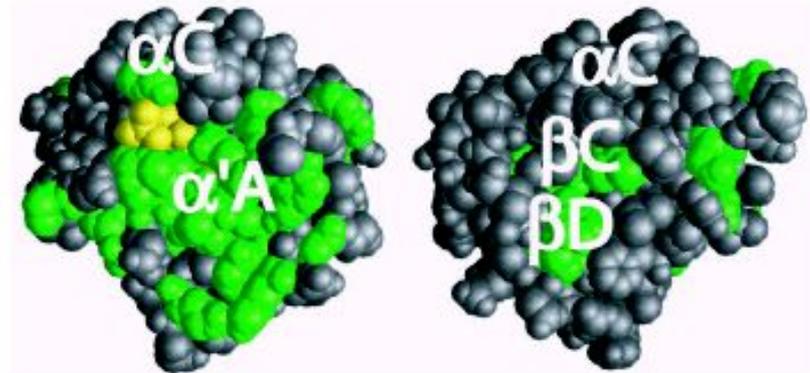


Fig. 6. Space-filling model of phy3 LOV2 showing the surface position of residues conserved in all LOV1 and LOV2 domains (green). Terminal phosphate of FMN is colored yellow. (Left) Model of the conserved face containing the 3_{10} -helix αA . (Right) Model is rotated 180° about a vertical axis in the plane of Fig. 1.

Схема строения фоторецепторов и их взаимодействие

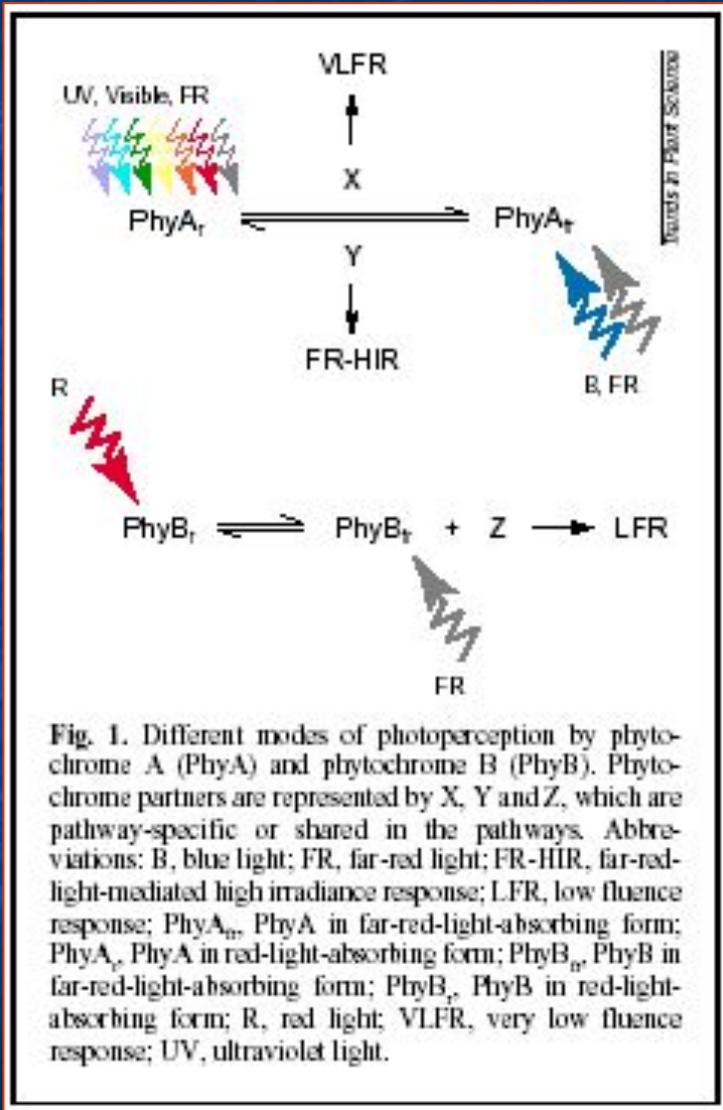
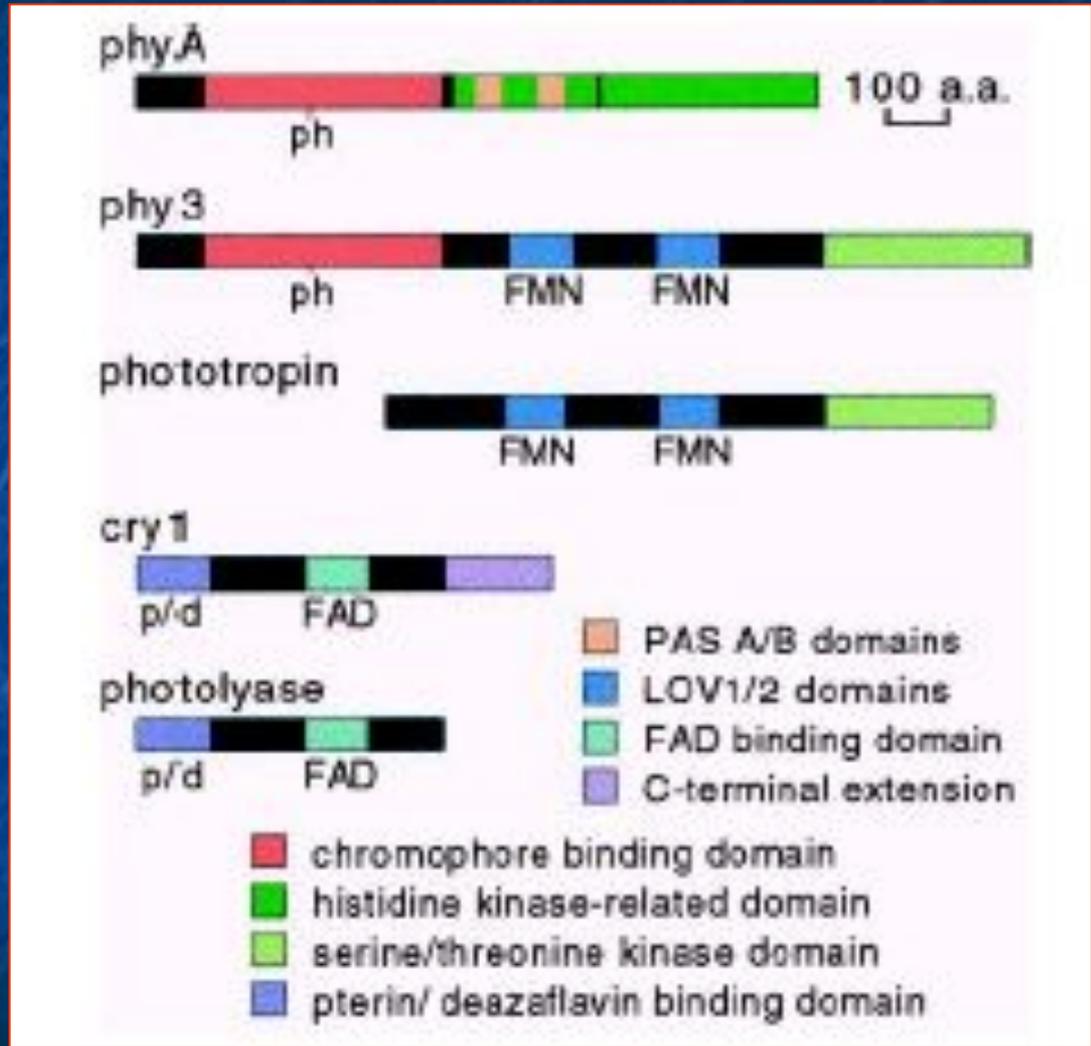
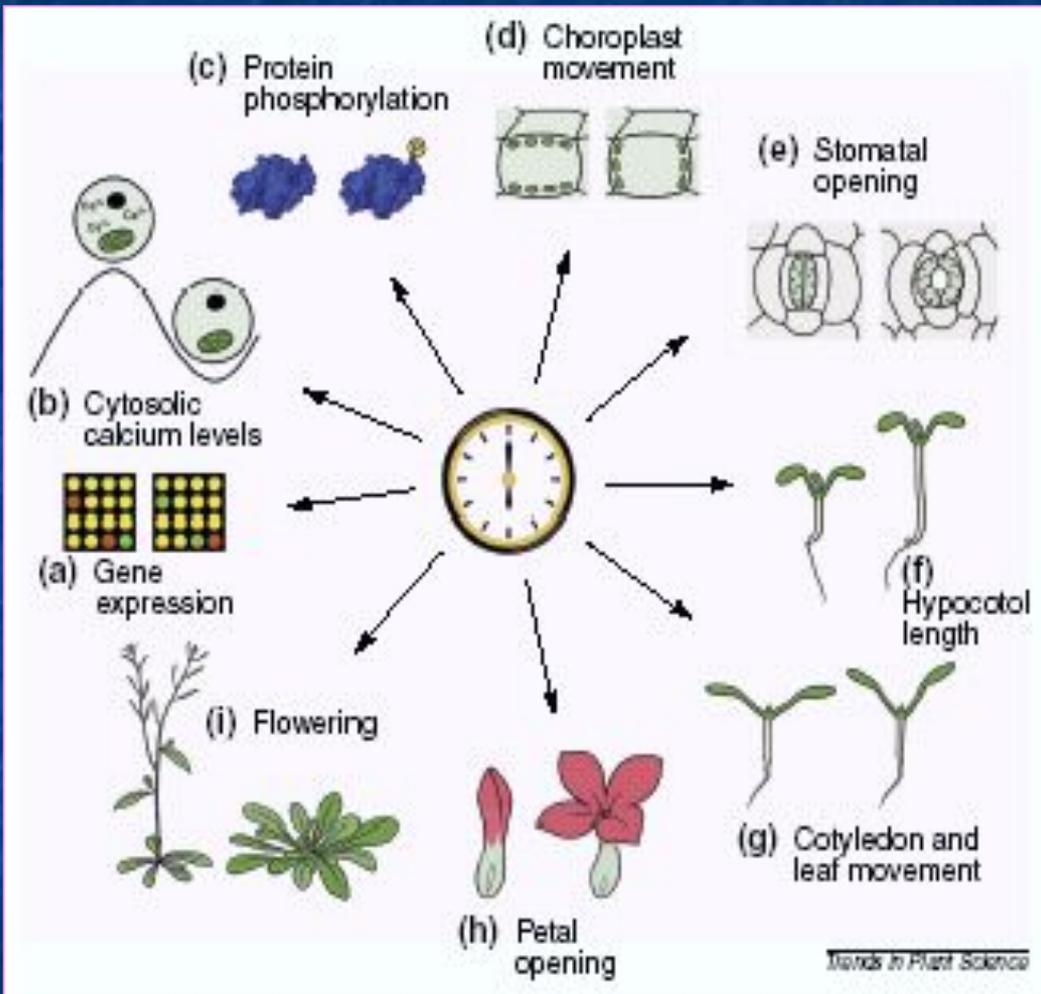


Fig. 1. Different modes of photoperception by phytochrome A (PhyA) and phytochrome B (PhyB). Phytochrome partners are represented by X, Y and Z, which are pathway-specific or shared in the pathways. Abbreviations: B, blue light; FR, far-red light; FR-HIR, far-red-light-mediated high irradiance response; LFR, low fluence response; PhyA_{fr}, PhyA in far-red-light-absorbing form; PhyA_r, PhyA in red-light-absorbing form; PhyB_{fr}, PhyB in far-red-light-absorbing form; PhyB_r, PhyB in red-light-absorbing form; R, red light; VLFR, very low fluence response; UV, ultraviolet light.

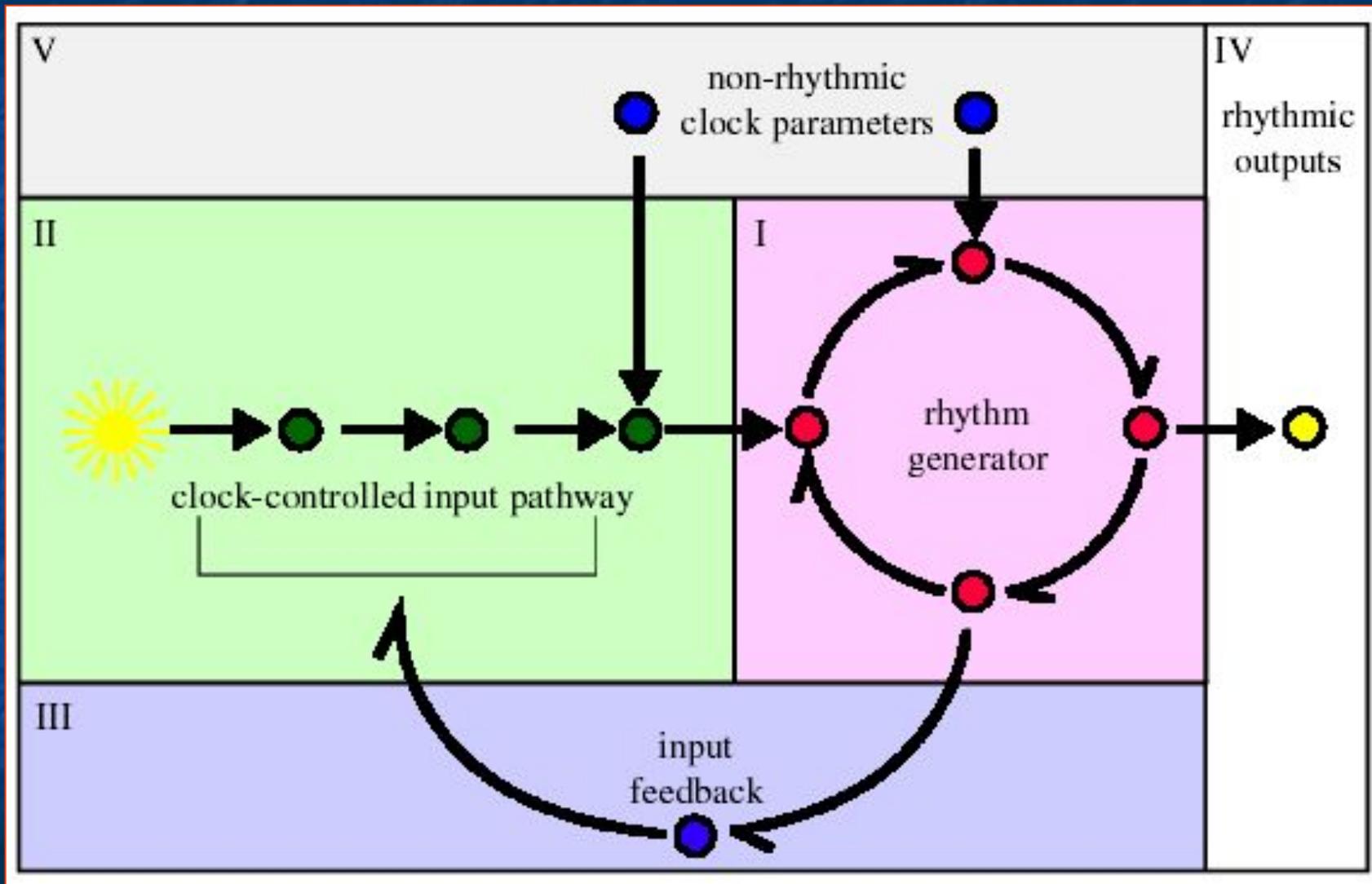


Роль «биологических часов» в жизни растения

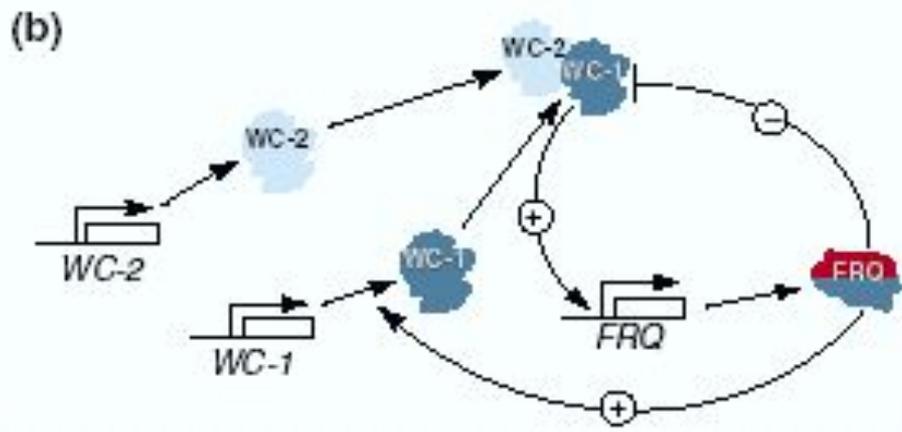
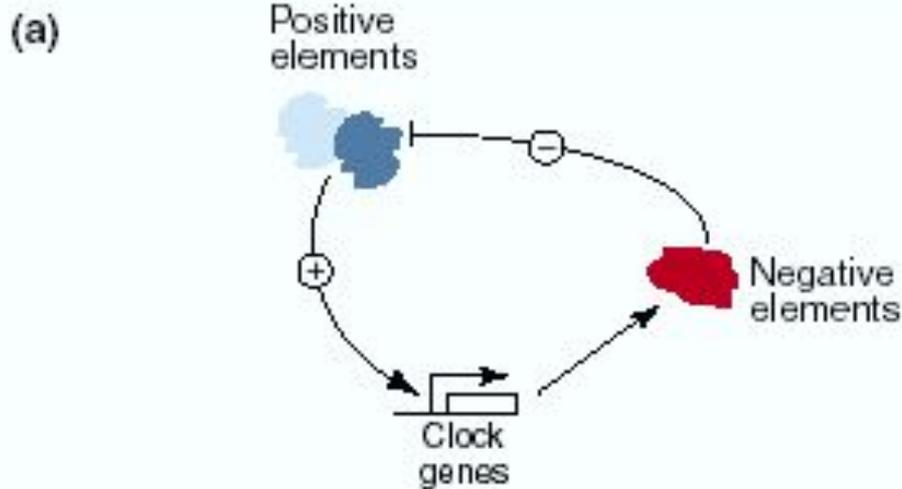


- Экспрессия некоторых генов подчинена циркадным ритмам. Гены, кодирующие хлорофилл-а/в-связывающие белки светособирающего комплекса (*Lhcb*, CAB), нитрат-редуктаза (*NIA2*). Часы координируют метаболизм для максимального уровня фотосинтеза.
- Цитозольные концентрации свободного кальция осциллируют согласно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

Компоненты системы «биологических часов»



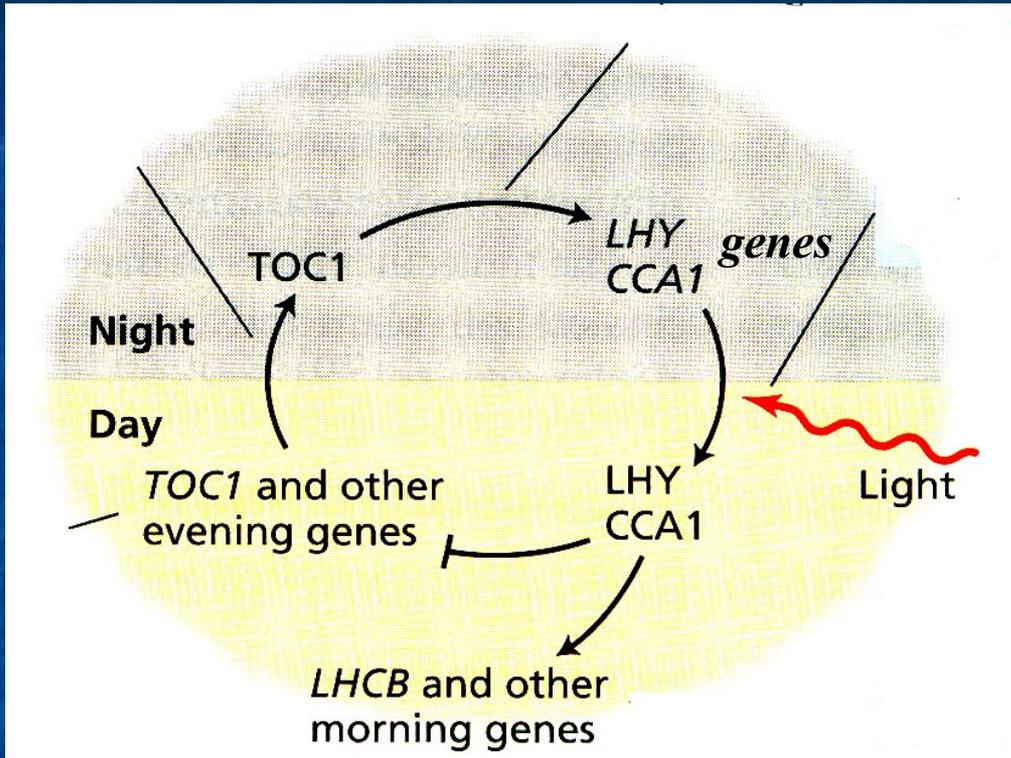
Молекулярная модель эукариотического циркадного осциллятора



а. Общая схема, показывающая главную петлю обратной связи - основу для эукариотического циркадного генератора. Пара "плюсовых" элементов (CLOCK и CYC в дрозофиле, WC1 и WC2 в *Neurospora*, CLOCK и BMAL в мышке) формируют гетеродимеры, которые действуют как активаторы транскрипции, вызывающие экспрессию гена «часов». Белковые продукты ("минусовые" элементы) генов часов (PER и TIM в *Дрозофиле*, FRQ в *Neurospora*, mCRYs и mPERs в мышке) блокируют действие "плюсовых" элементов, подавляя их выражение.

б. Модель циркадной системы *Neurospora*. WC-1-WC-2 гетеродимер активирует экспрессию гена часов *FRQ*. *FRQ* белок играет две роли. В одной регуляторной петле он действует как отрицательный регулятор WC-1-WC-2 гетеродимера. В другой петле *FRQ* действует как положительный регулятор синтеза белка WC 1 через *WC 1* mRNA. "Плюсовые" элементы изображены синим, "минусовые" - красным. Поскольку *FRQ* действует и как положительный и отрицательный элемент, он изображен и красным и синим.

Упрощенная модель циркадного осциллятора *Arabidopsis*.

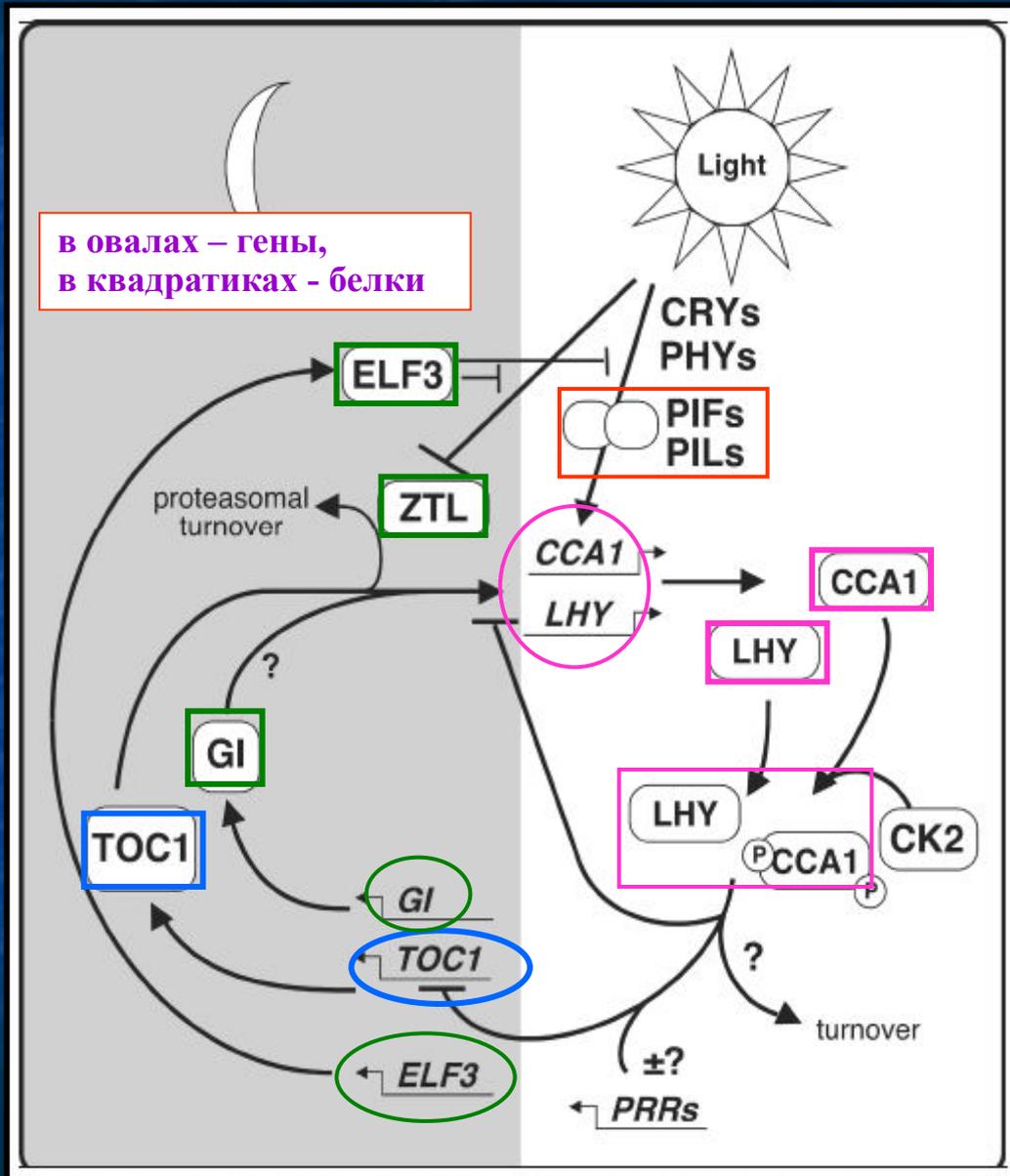


Центральный осциллятор состоит из генов LHY (late elongated hypocotyl), TOC1 (timing of cab expression1) и CCA1 (circadian clock associated1), соответствующих мРНК и белков. Белок TOC1 содержит специфичный для растений домен ССТ, который вовлечен в белок - белковые взаимодействия, а так же определяет ядерную локализацию белка.

Модель основана на обратной связи между LHY, CCA1 и TOC1.

LHY и CCA1 образуют гетеродимерный транскрипционный фактор, подавляющий транскрипцию гена белка TOC1, который является стимулятором экспрессии LHY/CCA1. Свет активизирует экспрессию комплекса LHY/CCA1, он накапливается в цитоплазме и подавляет экспрессию TOC1-гена, что в свою очередь вызывает снижение уровня экспрессии LHY/CCA1. Понижение уровня LHY/CCA1 ведет к повышению уровня транскрипции TOC1 и пик концентрации его мРНК приходится на конец светлого времени суток. В результате трансляции мРНК TOC1 в цитоплазме повышается уровень белка TOC1, стимулирующего экспрессию LHY/CCA1. Пик концентрации LHY/CCA1 приходится на начало светлого времени суток, в результате чего цикл запускается снова.

Модель циркадной системы *Arabidopsis*



Входной сигнал - **Cry1** и **Cry2** – криптохромы, **PhyA**, **PhyB** - фитохромы

Белок **ZTL** (**ZEITLUPE**) взаимодействует с **PhyB** и **Cry1** и принимает участие в трансдукции светового сигнала.

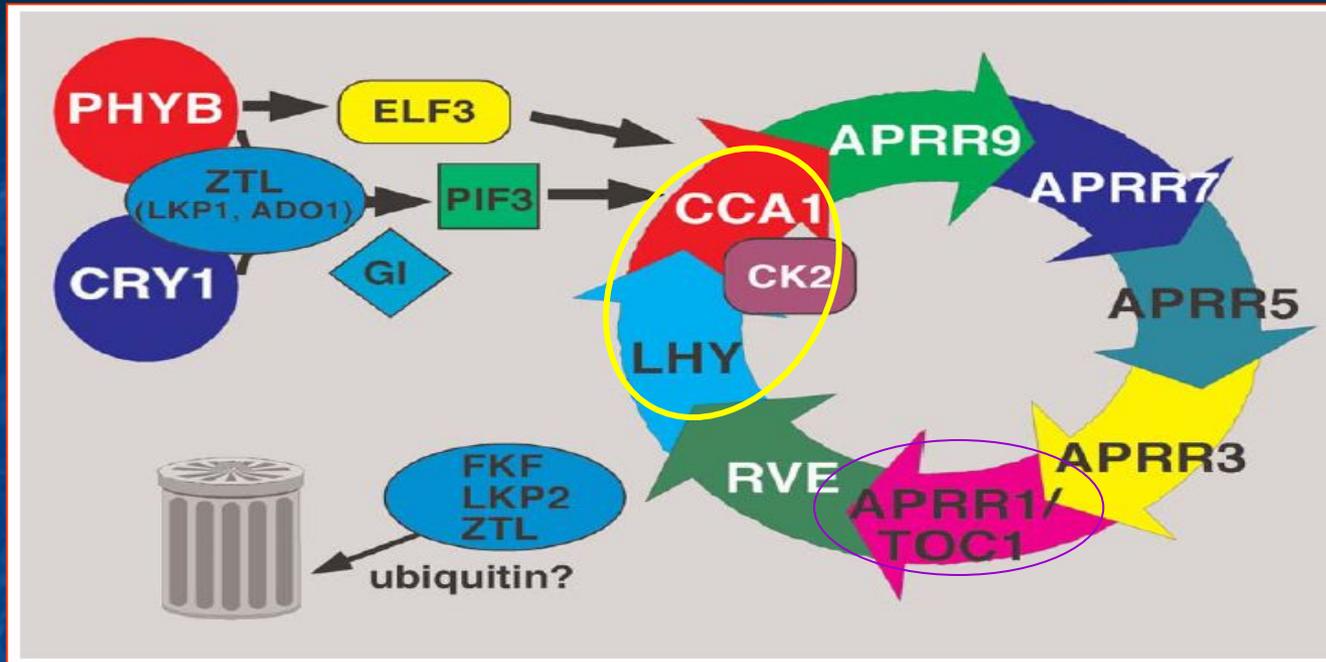
Белок **ELF3** (**EARLY FLOWERING 3**) противодействует фототрансдукции взаимодействуя с **PhyB** в темное время суток и заставляет всю систему самоосциллировать.

ZTL и **FKF1**, работающие на "входе" сигнала, могут взаимодействовать с фосфорилированными белками осциллятора, определяя их деградацию

Белки осциллятора могут быть фосфорилированы **CK2** – метка для убиквитирования.

TOC1 активирует экспрессию **LHY/CCA1** путем взаимодействия с **PIF3** (**PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR3**), белком, содержащим домен helix-loop-helix и способным связываться с промоторами **LHY** и **CCA1**. Важно – это «пункт взаимодействия» с фитохромами, т.е. «настройка часов».

То же , но в другом виде и с некоторыми вариациями...



ARR - ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR genes.

Многие из них - *ARR5, ARR6, ARR7, ARR15* участвуют в петле отрицательной регуляции цитокининового сигналинга...

- Вход светового сигнала осуществляется через фитохромы и криптохромы (для простоты, показаны только PHYB и CRY1). Медиаторы входа - ZTL, ELF3 и GI (PIF3. ZTL/ADO1 связаны с PHYB и CRY1). PIF3 связывается с промоторами CCA1 и LHY и возможно с другими компонентами часов. Для простоты показан единственный центральный осциллятор, ассоциированный с многими предполагаемыми его компонентами. Компоненты на круглых стрелках осцилируют на уровне mRNA. Нельзя вывести причинные отношения среди предполагаемых компонентов на круге из-за недостаточности экспериментальных данных.
- LKP2 - вероятный кандидат на участие в осцилляторе, поскольку его mRNA осциллирует.
- CCA1 и LHY фосфорилируются СК2. В фосфорилированном виде они становятся субстратами для белков F-бокса (ZTL, FKF и LKP2) и последующего убиквитинирования и деградации в протеосоме. Выходные сигналы могут идти от каждого из предполагаемых компонентов осциллятора.
- CCA1, LHY, RVEs и TOC1/APRR1 являются ДНК-связывающими белками, CCA1 может связываться с промотором *LHCB*.
- Другие выходные сигналы от осциллятора могут образовывать обратные связи с "входными" компонентами, типа PHYA, PHYB и CRY1, которые регулируются часами на уровне транскрипции и mRNA.

Стратегии развития животных и растений различны.

У животных: развитие – серия сложных преобразований, которые ведут к быстрому превращению недифференцированных клеток к строго дифференцированным. Развитие животных ведет к жесткому ограничению потенциала развития отдельной клетки. Когда организм сформировался, клетки и ткани окончательно дифференцированы и, как правило, не могут дедифференцироваться. Нарушение этого принципа приводит к раковым заболеваниям.

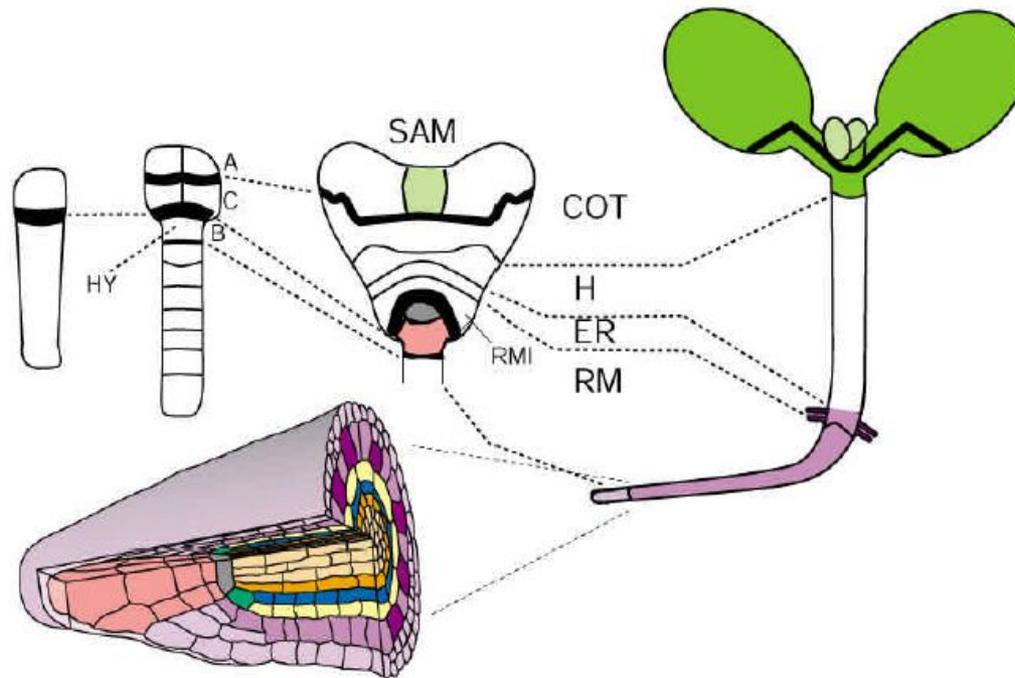
У растений: клетки истинно тотипотентны. Практически любая клетка растения может дедифференцироваться, «войти» в клеточный цикл и в конечном счете сформировать целое растение.

Меристемы работают в течение всей жизни растения и формируют новые органы (боковые корни, новые побеги и др.)

У животных репродуктивные органы закладываются на ранней эмбриональной стадии развития.

У растений – после длительного вегетативного существования, и не во всех случаях.

Эмбриогенез у арабидопсиса



- vascular bundle and pericycle
- cortex initial
- cortex and endodermis
- epidermis
- trichoblast
- atrachoblast
- lateral root cap
- columella
- quiescent centre

- A: apical region
- C: central region
- B: basal region
- HY: hypophyseal cell
- SAM: shoot apical meristem
- COT: cotyledons
- H: hypocotyl
- ER: embryonic root
- RM: root meristem
- RMI: root meristem initials

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.

Особенности и механизмы эмбрионального развития растений

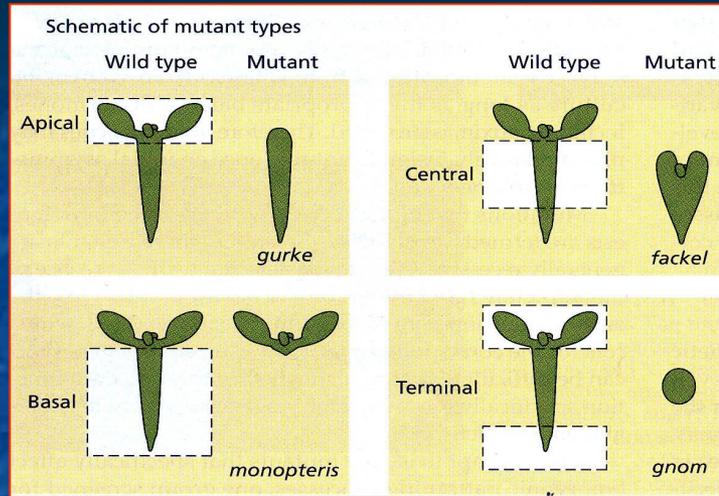
Мутанты по эмбриогенезу

- **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, как правило, не проявляются в другой его части.**

Главную роль в регуляции эмбриогенеза играет ауксин



Мутанты по эмбриогенезу у *Arabidopsis*

GURK – отсутствуют апикальная меристема и семядоли. Кодирован ацетил-CoA карбоксилазу

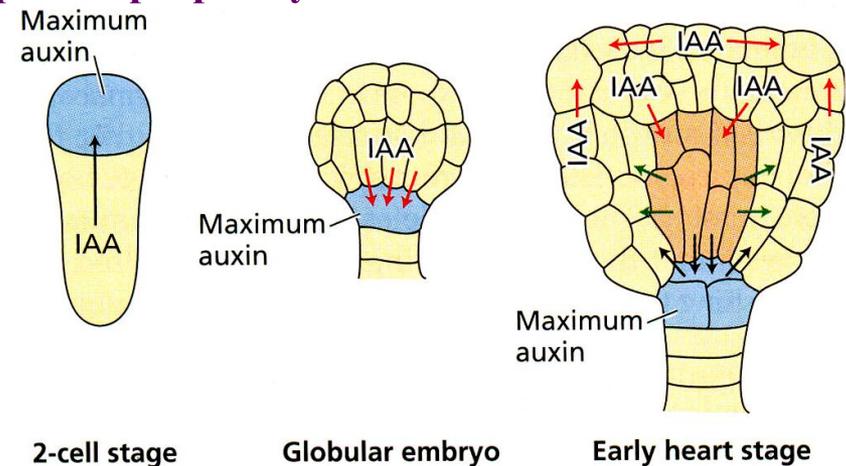
FAKEL – отсутствует гипокотиль. Кодирован стерин C14 редуктазу

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

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

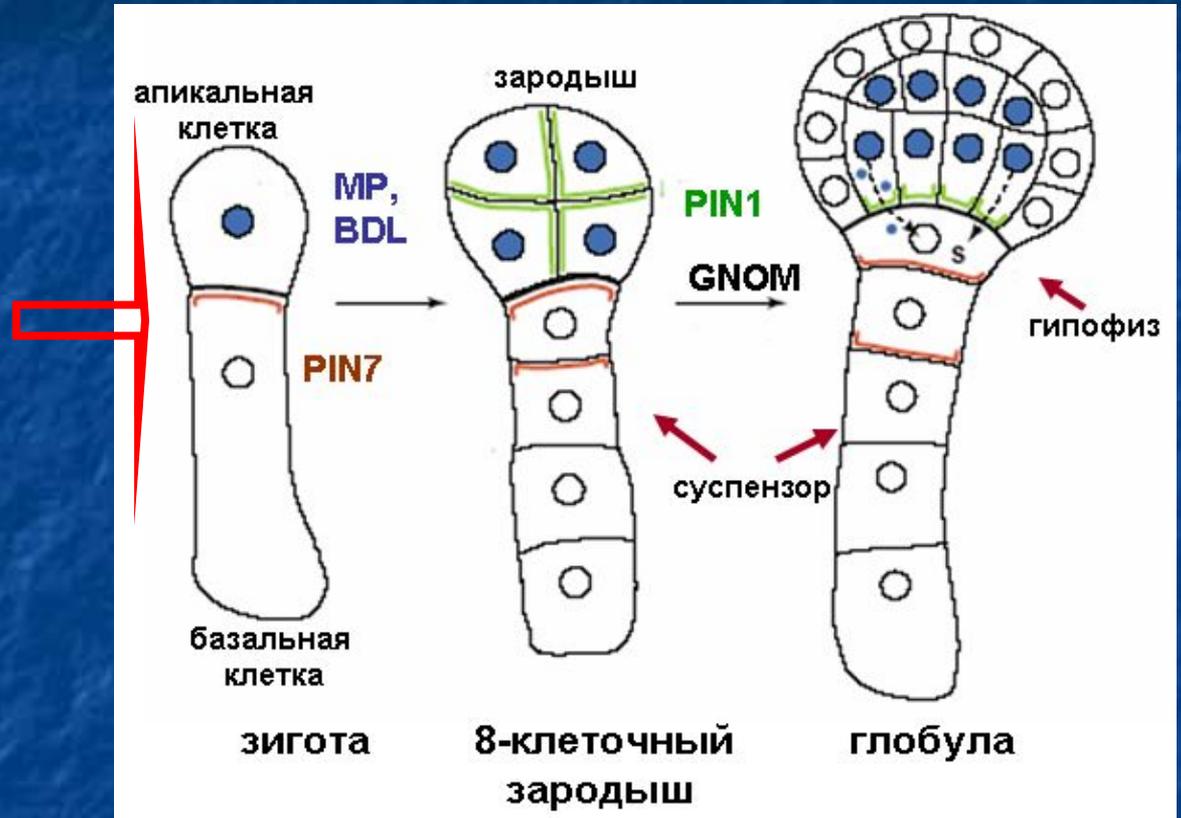


Транскрипция разных генов в процессе эмбриогенеза



Потоки ауксина в ходе эмбриогенеза, регулируемые распределением PIN

Наиболее «ранние» регуляторы эмбриогенеза:
гены, контролирующие полярный транспорт ауксинов



- полярность развития зародыша со стадии 2х клеток определяется направлением полярного транспорта ауксина (за счет белка PIN7)
- на стадии глобулы происходит обособление базального домена за счет изменения локализации белков PIN7 и PIN1

Гены-регуляторы упорядоченного деления клеток в эмбриогенезе

Синтаксин - трансмембранный белок, компонент молекулярной машины экзоцитозного белкового комплекса (SNARE комплекса). Содержит SNARE домен - последовательность из 60-70-аминокислот.

Кинезины - суперсемейство моторных белков, движутся по микротрубочкам, участвуют в везикулярном транспорте

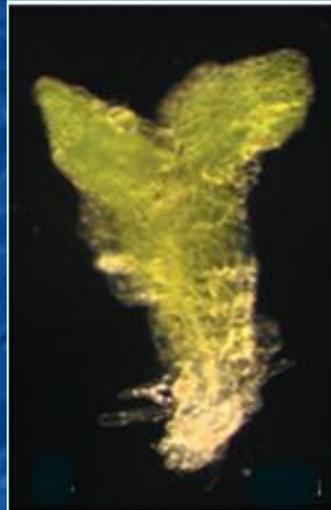
gnom

knolle

keule

hinkel

tsd1,2



активатор
ГТФаз

синтаксин

белок
SNARE
комплекса

кинезин

эндо-1,4-
 β -D-
глюканаза

пектин-
метил-
трансфе-
раза

везикулярный транспорт

формирование
клеточной
стенки

локализация
PIN белков

формирование
мембран

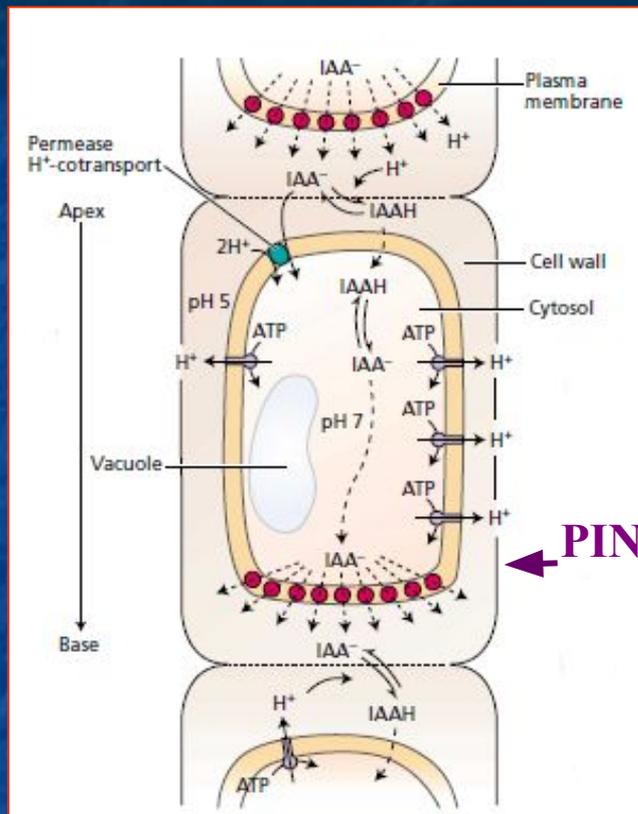
градиент ауксинов

ЦИТОКИНЕЗ

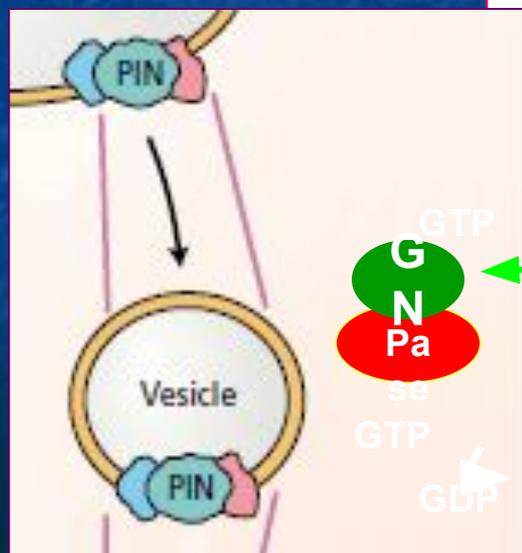
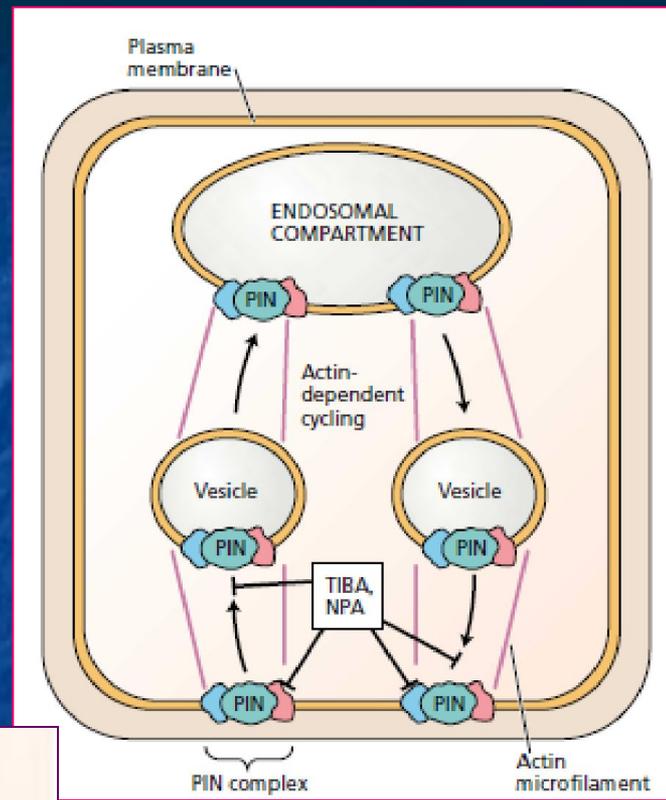


GNOM (GN) – регулятор локализации PIN белков

Полярный транспорт ауксинов (ПАТ)

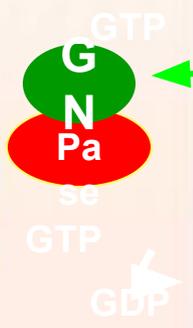


Направленный
везикулярный
транспорт PIN
белков



GNOM/GEF
(Guanosine
Exchange Factor) –
необходим для
движения везикул

Направление ПАТ
 ↓
Направление растяжения
клеток
 ↓
Направление деления
клеток

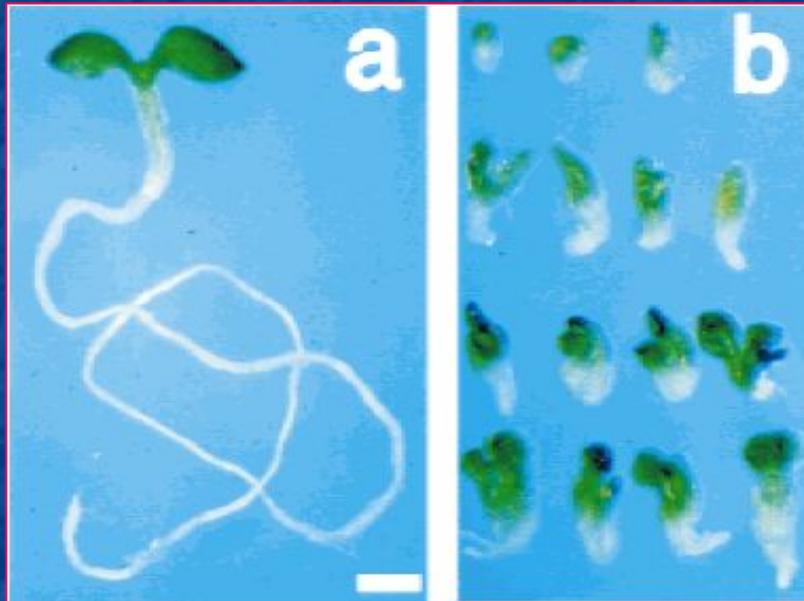


Гены- регуляторы развития центрального домена зародыша

*fk (fackel),
hyd (hydra),
cephalopod (cph)*

редукция гипокотиля + нарушение биосинтеза стерина

WT



формирование мембран

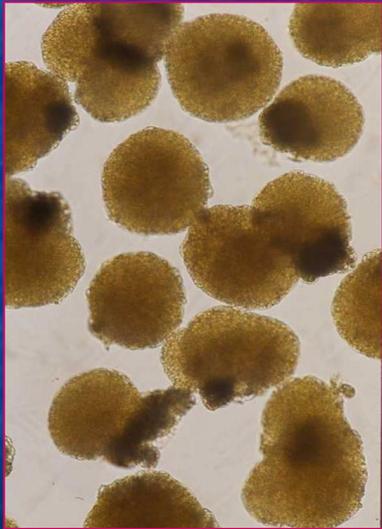
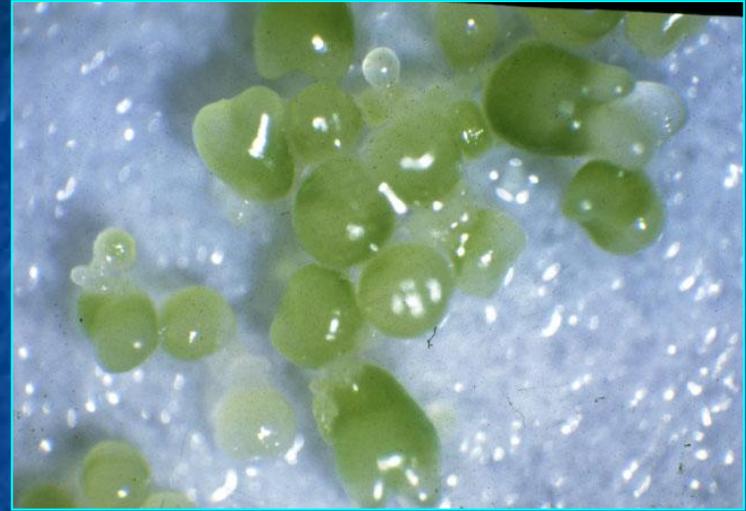
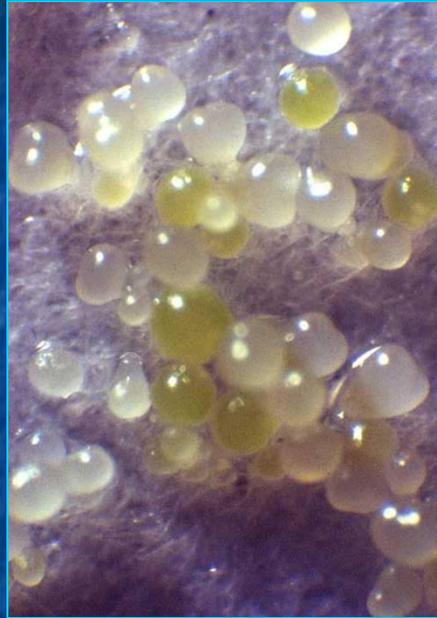
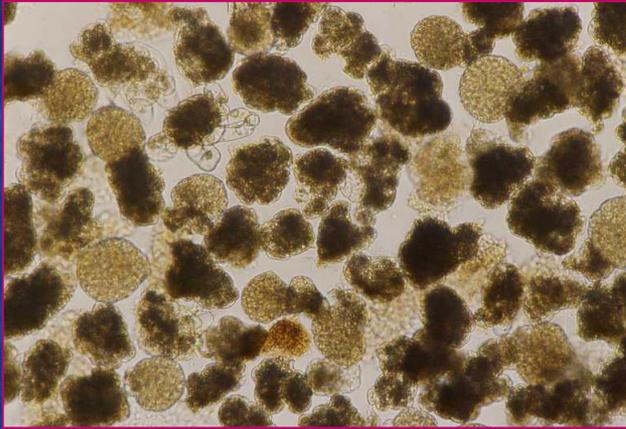
формирование клеточной стенки

ориентация PIN белков

синтез brassinosterоидов

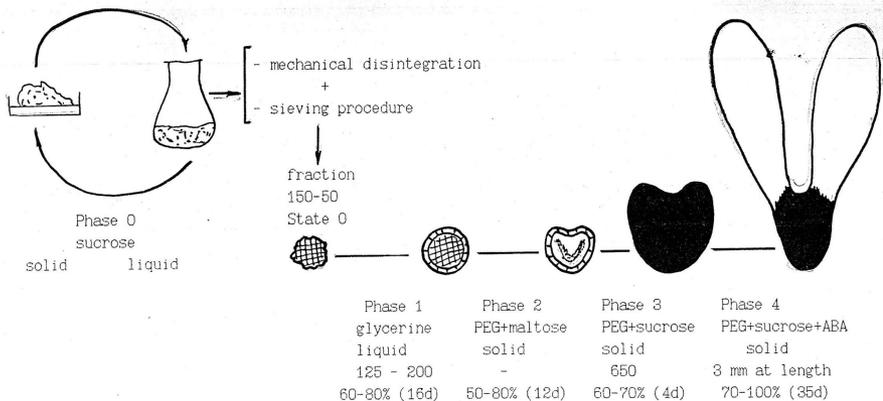
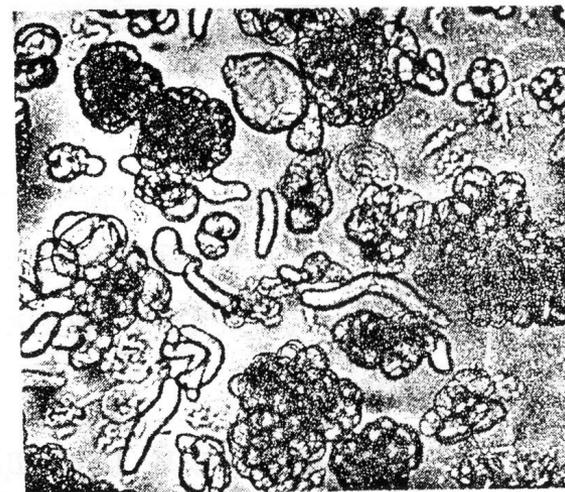
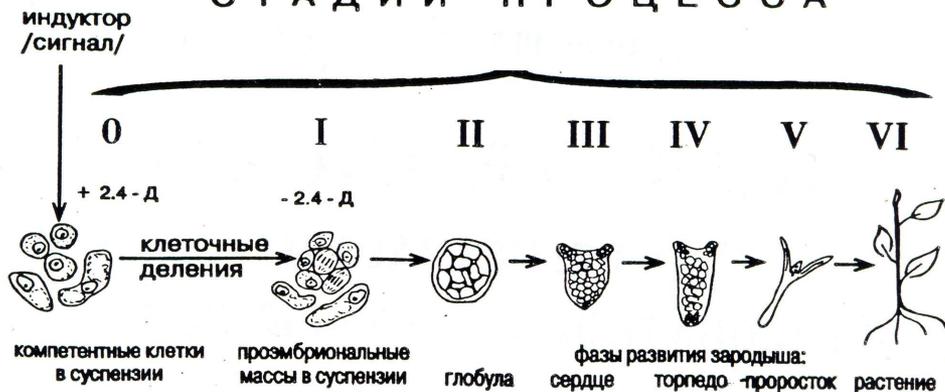
растяжение клеток, цитокинез

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



Соматический эмбриогенез этапы и факторы

СТАДИИ ПРОЦЕССА



Содержание глобулярной (Г) и филаментной (Ф) форм актина в эмбрионной и неэмбрионной суспензиях моркови

Суспензии	Содержание актина				
	общий актин, мкг/мг белка	%	мономерный Г-актин, мкг/мг	полимерный Ф-актин, мкг/мг	%
0.063 эмбрионная (стадия 1)	9,9±0,42	1,0	2,3±0,17	7,6±0,17	76,0
0.063 неэмбрионная (стадия 0)	82±0,46	0,8	4,6±0,29	3,2±0,29	3,0

