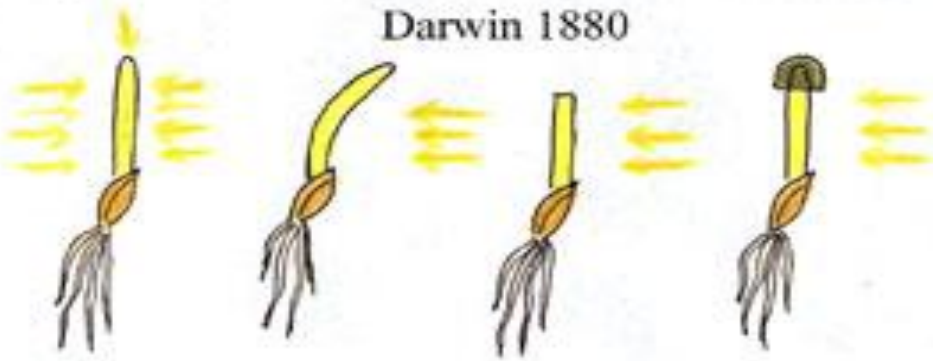


ФИТОГОРМОНЫ - ГОРМОНЫ РАСТЕНИЙ

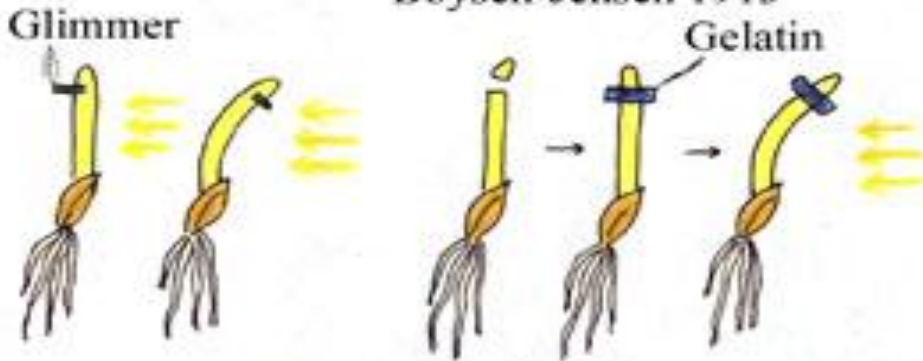
- 1. История открытия.**
- 2. Понятие о фитогормонах.**
- 3. Взаимодействие фитогормонов**
- 4. Молекулярные основы действия фитогормонов**

История открытия

Darwin 1880

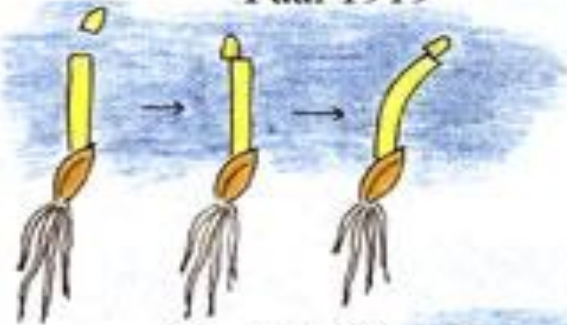


Boysen-Jensen 1913



Glimmer

Paal 1919



Went 1926



1880 г. Работа Ч. Дарвина
«Способность к движению у
растений».

*«Эти результаты
заставляют предположить
наличие в верхней части
(колеоптиля) какого-то
вещества, на которое
действует свет и которое
передает действие в
нижнюю часть».*

| | |
|---------|--|
| | |
| 1887 | гипотеза Ю.Сакса об органообразующих веществах |
| 1905 | Э.Старлинг ввел термин «гормон» (побуждаю к действию), возникла эндокринология |
| 1909-10 | Г.Фиттинг ввел термин гормон в физиологию растений |
| 1933 | опыты Ф.Вента |
| 1935 | Ф.Кегль идентифицировал ауксины |
| 1937 | работы Н.Г. Холодного |
| 1912-26 | работы К. Савада, Е. Куросава по исследованию гиббереллинов |
| 1938 | Т.Ябута и Ю.Сумики выделили гиббереллины |
| 1954 | Б.Кросс и П. Куртис установили структурную формулу гибберелловой кислоты |
| 1960 | Дж.Мак-Миллан обнаружил гиббереллины увявших растений |
| 1955 | К.Миллер, М.Залтц, Ф Стронг (лаборатория Ф.Скуга) выделили кинетин |
| 1963 | Д.Летам выделил зеатин |

Понятие о фитогормонах

Фитогормоны — это вещества, вырабатываемые в процессе естественного обмена веществ и оказывающие в малых количествах регуляторное влияние, координирующее физиологические процессы.

hormon – побуждающий, вызывающий

«*Во-первых*, вещества этого рода должны обладать способностью в небольших количествах вызывать прохождение не только отдельных химических процессов, как это имеет место при действии ферментов, а и физиологических процессов, протекающих на основе целой цепи физических и химических изменений.

Во-вторых, фитогормоны должны образовываться в растительном организме, будучи продуктом обмена веществ организма.

В-третьих, они должны действовать и в иных частях организма, чем те, где они вырабатываются».

Д. А. Сабинин

Признаки фитогормонов

- эндогенное происхождение;
- низкомолекулярные соединения (не более 2 кДа) 28-346;
- действуют в низкой концентрации — не более 10^{-5} моль/л;
- вызывают специфический физиологический ответ (ростовые или формативные эффекты)
- возможность транспортировки по растению, дистантность действия;
- практически не играют роли в основном метаболизме клетки, а используются лишь для сигнальных целей.

Гормоны-стимуляторы и гормоны-ингибиторы

Значение фитогормонов

- Регулирование роста и морфогенеза (ростовые гормоны, регуляторы роста, ростовые вещества).
- Контроль и управление всего метаболизма растений в онтогенезе (формирование пола, старение, переход к покою, транспорт веществ, передача сигналов, адаптация и др.).

Сравнение гормонов растений и животных

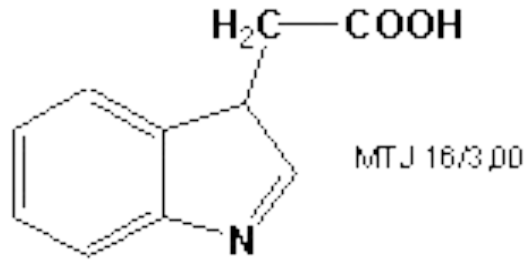
Сходство:

- образуются в микроколичествах,
- дистантность действия,
- специфичность,
- кооперативность действия (совместные эффекты).

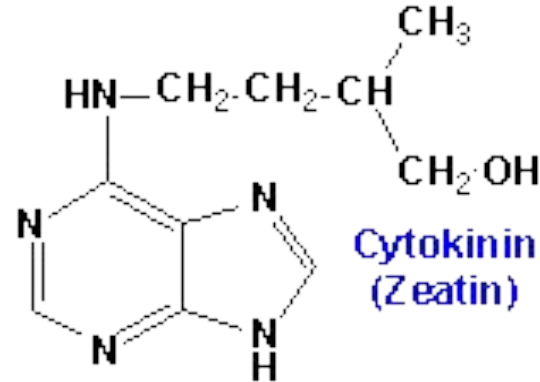
Единый механизм формирования гормональных систем.

Различия: у животных

- гормональная система более специализирована
- гормоны образуются в специальных железах
- шире спектр гормонов, совершеннее система их транспорта и регулирования активности

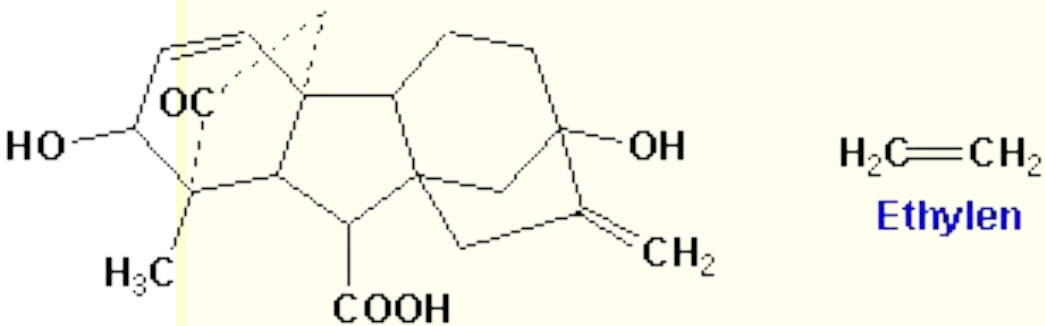


Auxin (IAA, indoleacetic acid)
indoleddikesyre



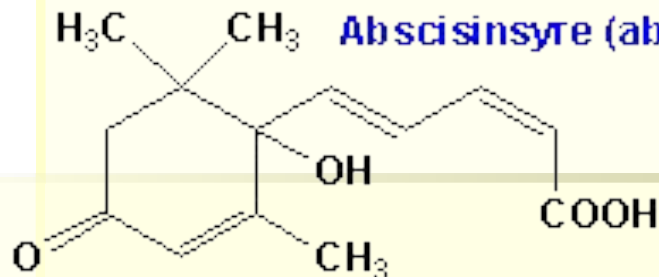
Cytokinin
(Zearin)

Группы фитогормонов



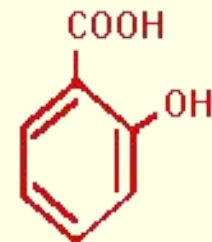
Gibberelin (GA₃)

Abscisinsyre (abscisic acid)

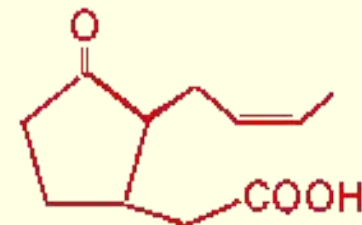


Ауксины
Цитокинины
Гиббереллины
Абсцизовая кислота
Этилен
Брассиностероиды

Жасминовая кислота
Салициловая кислота
Короткие пептиды (системин,
фитосульфоксин)



Salicylic acid



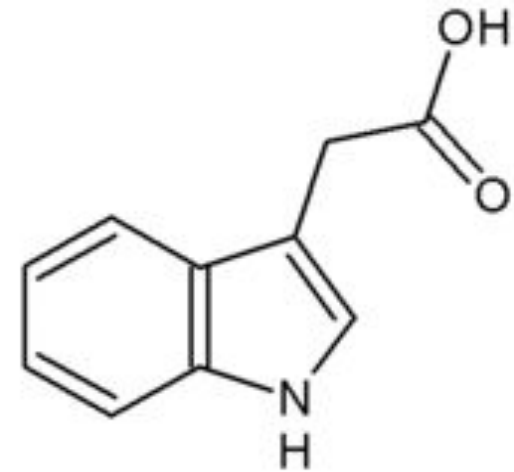
Jasmonic acid

Характеристика фитогормонов

| | Ауксины | Гиббереллины | Цитокинины | Абсцизовая кислота | Этилен |
|--------------------------|---------|--------------|------------|--------------------|--------|
| Дата открытия | | | | | |
| Представитель | | | | | |
| Химическая природа | | | | | |
| Содержание в растении | | | | | |
| Локализация биосинтеза | | | | | |
| Предшественник | | | | | |
| Транспорт | | | | | |
| Физиологическое действие | | | | | |

Ауксины

аукет - расти



Дата открытия **1880 Ч.Дарвин**

Представитель **β -индолилуксусная кислота (ИУК) $C_{10}H_9NO_2$**

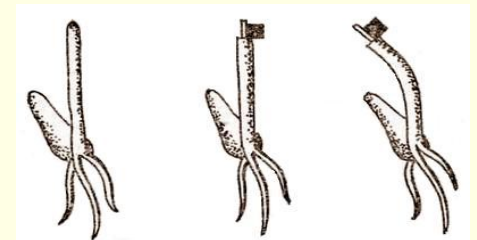
Химическая природа **индольная** (индол C_8H_7N) $M_r = 175$

Содержание в растении **1-100 мг/кг.сыр.м**: апексы, почки, растущие части листьев, завязи, развивающиеся семена

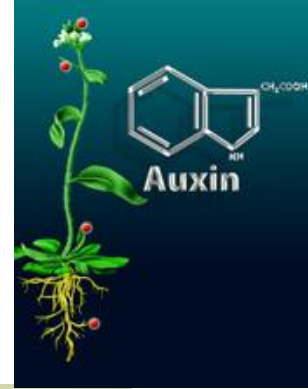
Локализация биосинтеза **меристематические ткани**

Предшественник **аминокислота триптофан**

Транспорт **полярный** от верхушки стебля к основанию, от основания корня к окончанию. Активный процесс: низкая температура, анаэробноз, наркотики тормозят.



Физиологическое действие ауксинов



Растяжение клеток (вытягивание стеблей и coleoptилей)

Деление клеток

Дифференциация клеток

Разрастание завязи и плодообразование.

Образование бессемянных (партенокарпических) плодов

Взаимодействие отдельных органов растения
(коррелятивный рост).

Апикальное доминирование

Аттрагирующий эффект (от лат. *attractio* -привлечение).

Полярность растений

Тропизмы, настии

Рост корней

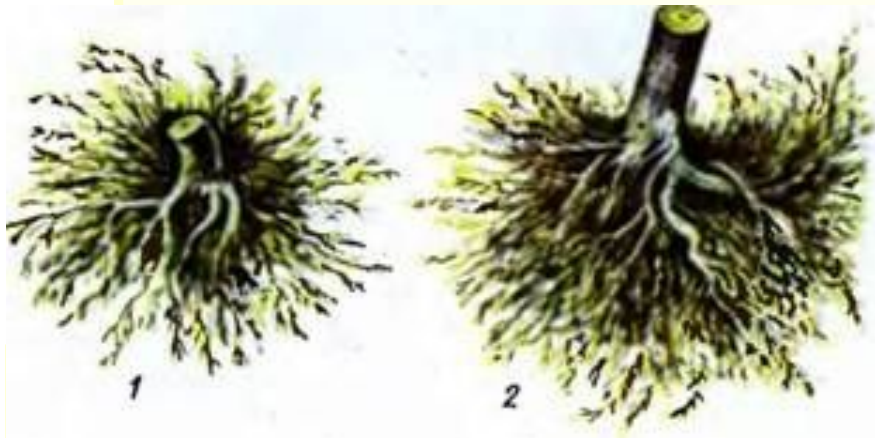
Влияние на энергетический обмен



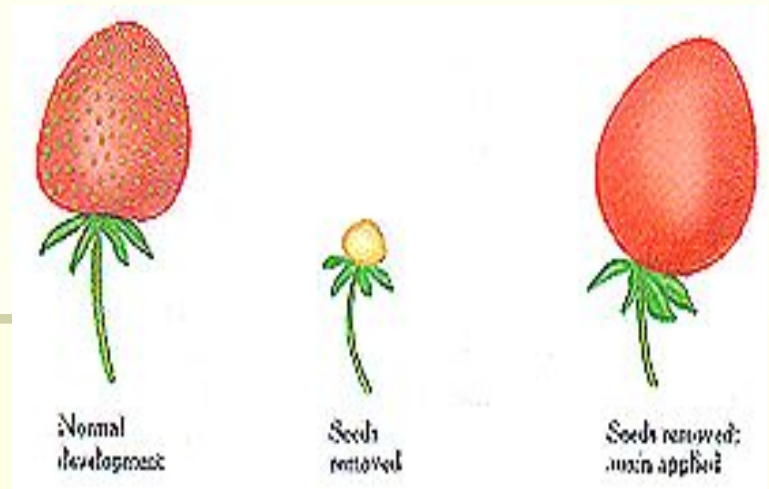
Черенки колеуса, обработанные ауксином



Черенки колеуса, обработанные водой



Корневая система 18-летних лип:
1 — контрольного растения; 2 — обработанная гетероауксином.



Ауксины:

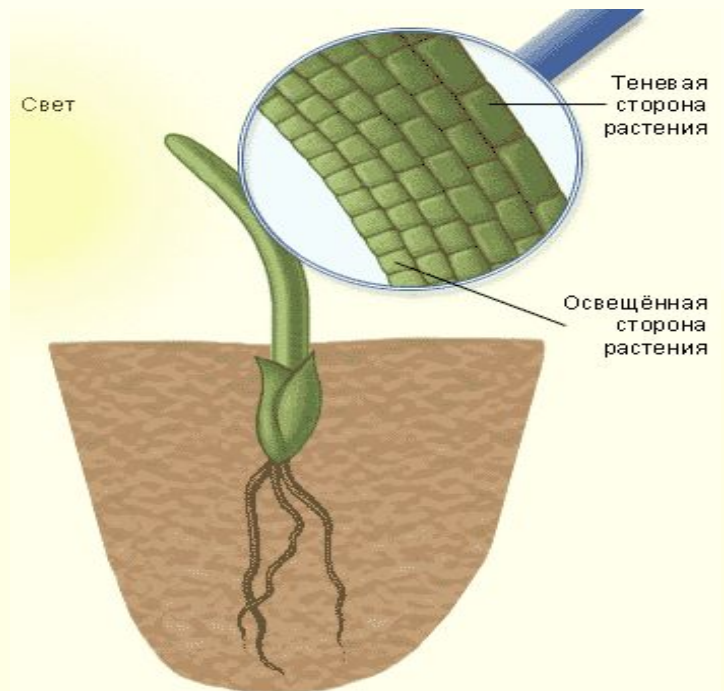
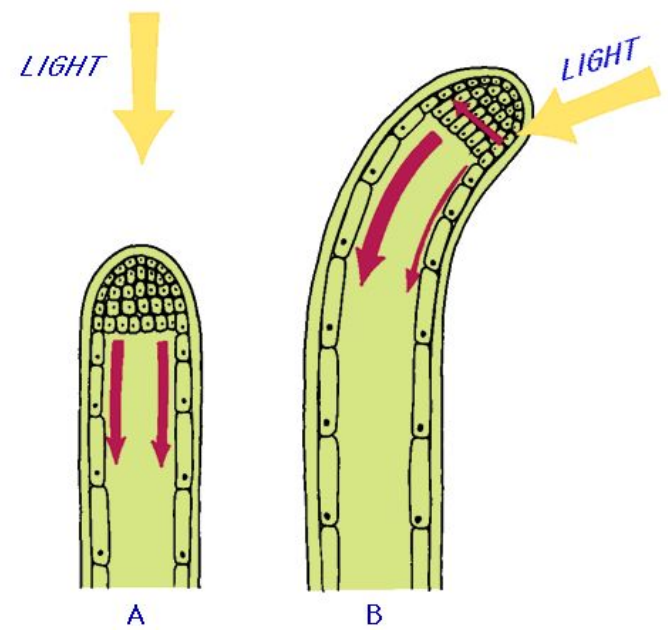
«гормоны благополучия апекса побега»

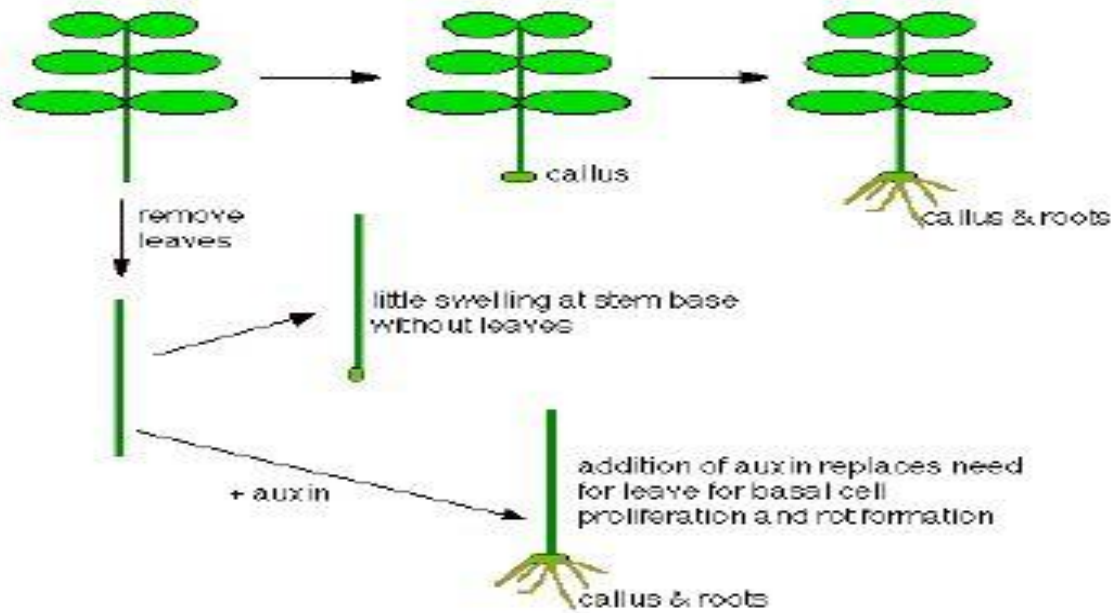
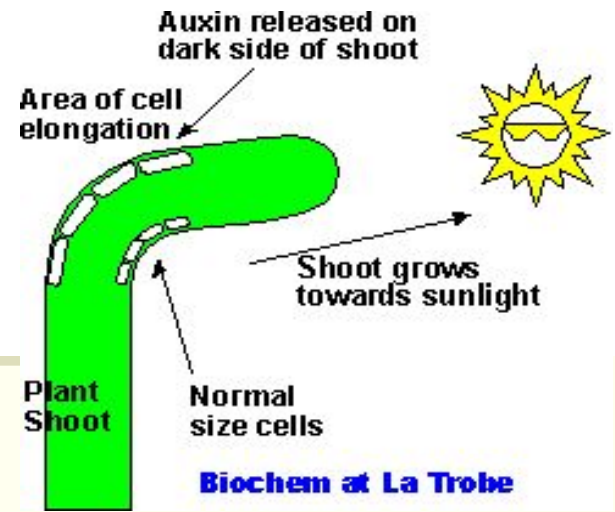
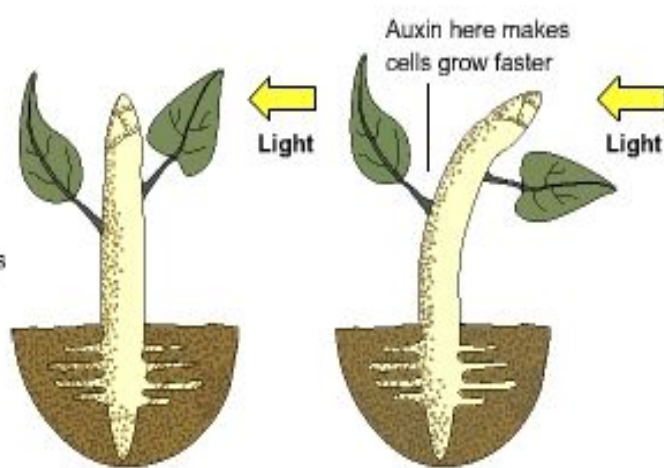
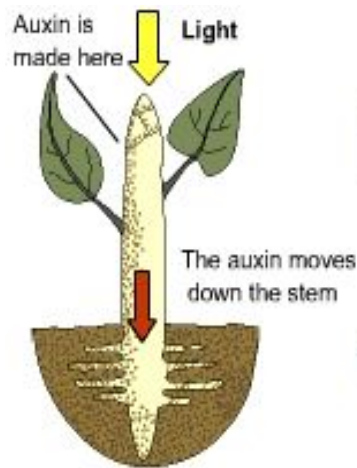
рост клеток:

- растяжение
- деление
- дифференцировка

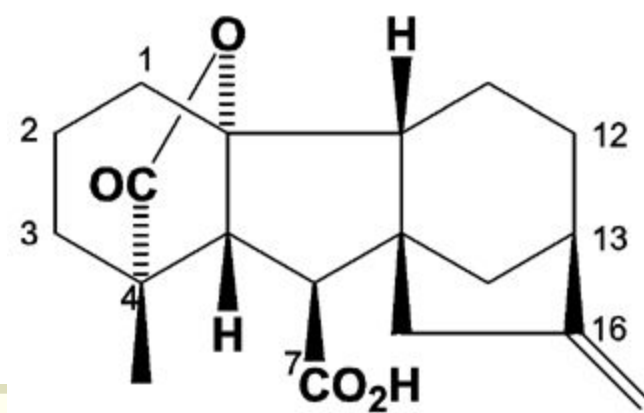
Ауксины вызывают деление клеток в определенной зоне апекса побега, а также камбия

В субапикальной зоне ауксин вызывает растяжение клеток, которое активизируется через H^+ -помпу.





Гиббереллины



Дата открытия 1926 Э.Куросава, 1936 Т. Ябута, Ю.Сумики

Представитель гибберелловая кислота $C_{19}H_{22}O_6$

Химическая природа **тетрациклический дитерпеноид**

$M_r = 346,2$

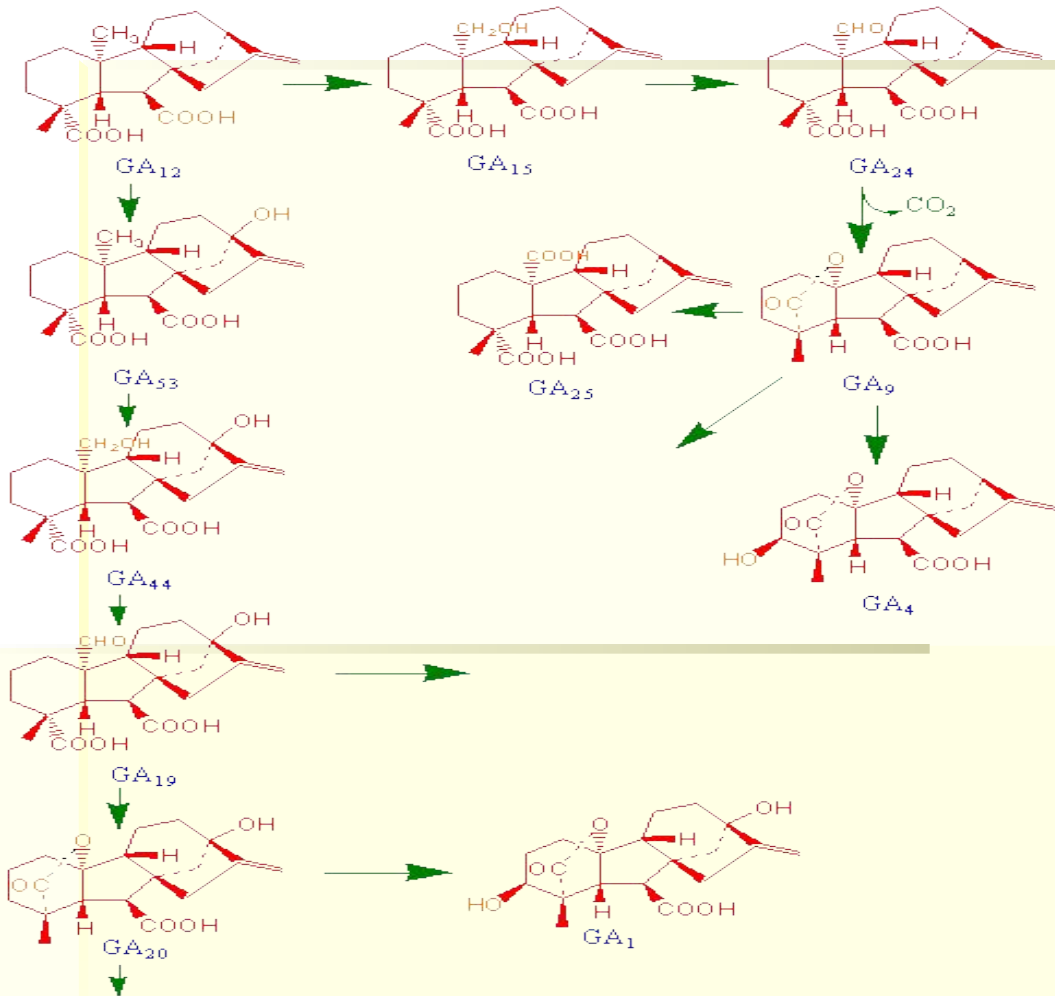
Содержание в растении **0,01-1,4 мг/кг**: растущие части растений

Локализация биосинтеза **молодые листья**

Предшественник **мевалоновая кислота**

Транспорт **неполярный пассивный**

Известно 110 гиббереллинов, из них более 20 – естественные фитогормоны высших растений



Физиологическое действие гиббереллинов

«Гормоны благополучия зеленого листа».

Рост стебля карликовых форм.

Вытягивание стебля (деление, растяжение)

Разрастание завязи и плодообразование.

**Образование бессемянных (партенокарпических)
плодов**

Прерывание покоя почек и семян

Прорастание семян

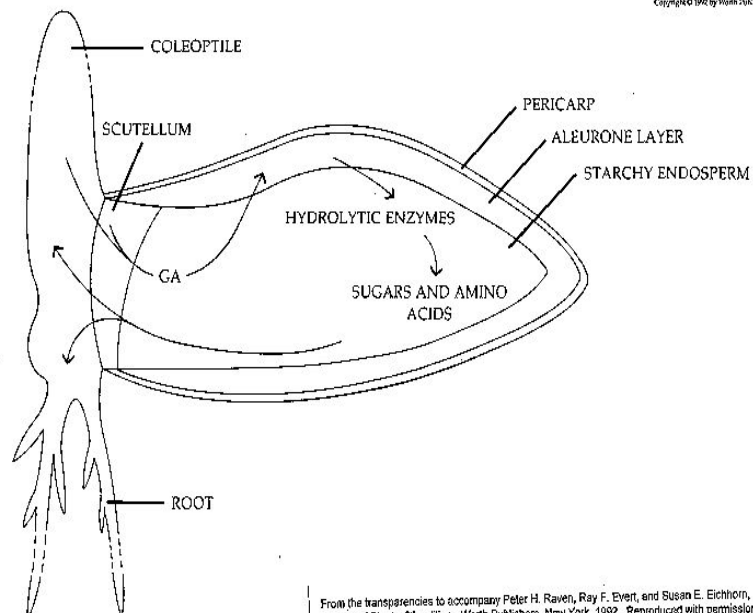
Регуляция цветения

Физиологическое действие гиббереллина



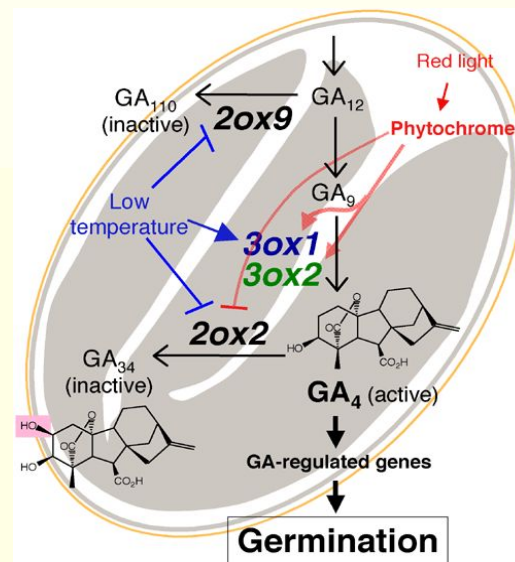


**Верхний ряд ягод - контроль (без обработок),
нижний - обработка обработка гиббереллином
в концентрации 100 мг/л.**

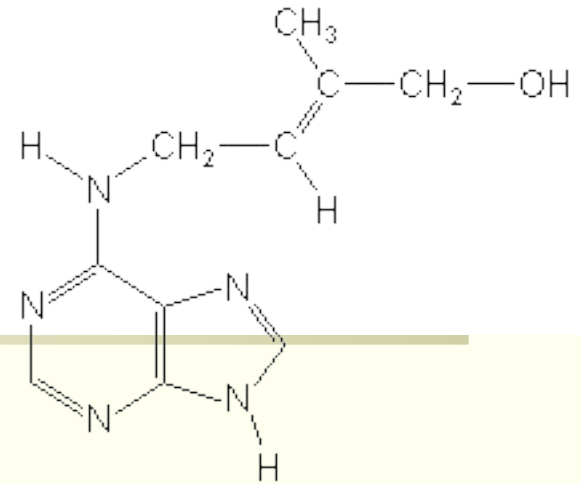


From the transparencies to accompany Peter H. Raven, Ray F. Evert, and Susan E. Eichhorn, *Biology of Plants*, 5th edition. Worth Publishers, New York, 1992. Reproduced with permission.

Мутанты с гиббереллином и без гиббереллина



Цитокинины



Дата открытия 1955 Ф.Скуг, К.Миллер

Представитель зеатин, кинетин $C_{10}H_9N_5O$

Химическая природа производные аденина $M_r = 215$

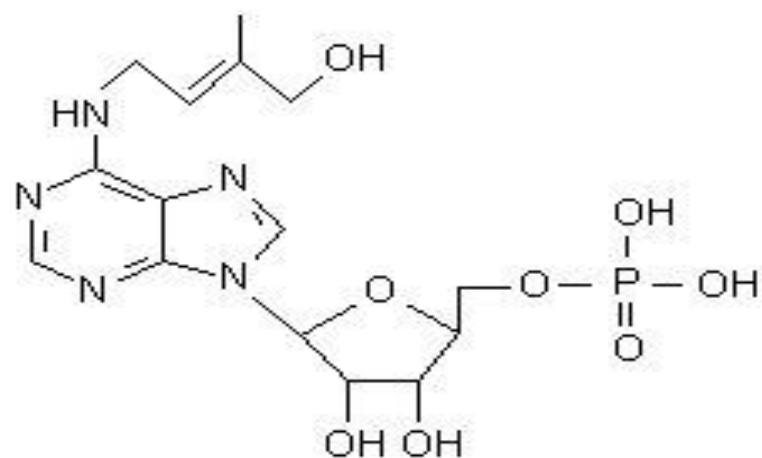
Содержание в растении развивающиеся семена, плоды, меристематические ткани

Локализация биосинтеза корни (меристематическая зона)

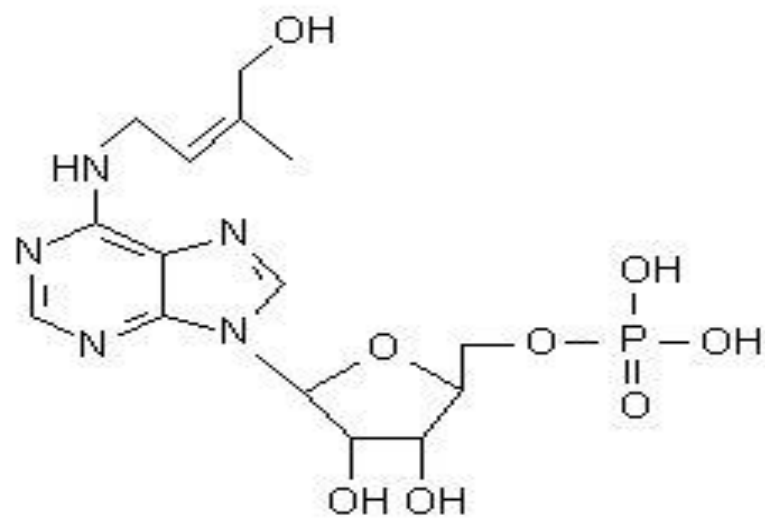
Предшественник мевалоновая кислота

Транспорт по ксилеме пассивный

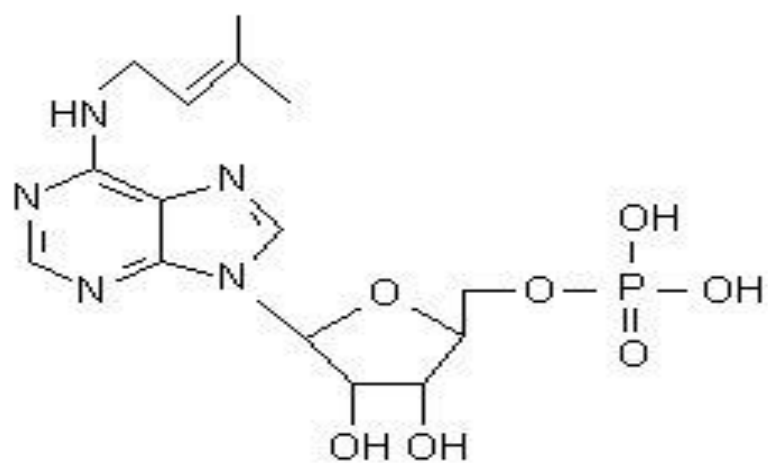
Isoprenoid cytokinins - nucleotides



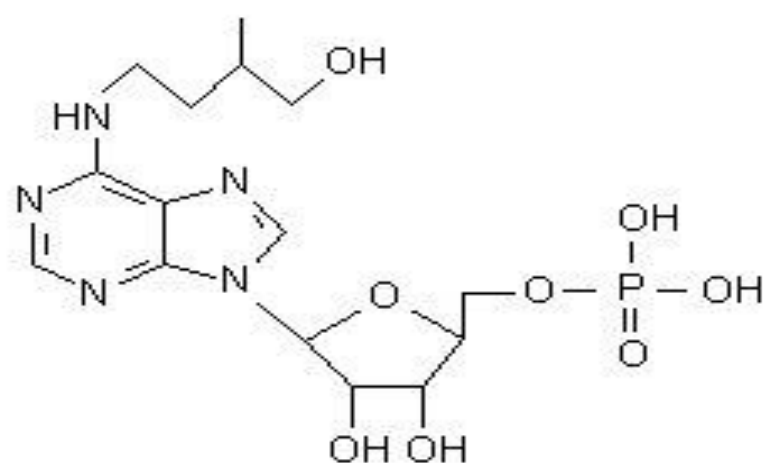
trans-zeatin riboside phosphate



cis-zeatin riboside phosphate



isopentenyladenosine phosphate



dihydrozeatin riboside phosphate

Физиологическое действие цитокининов

«Гормоны благополучия апекса корня».

Гормоны «омоложения» растительных тканей. Задержка процессов старения

Рост клеток:

- стимуляция деления
- дифференцировка
- растяжение

Снимают апикальное доминирование, вызывают заложение и рост пазушных почек

Аттрагирующий эффект.

Регуляция пола

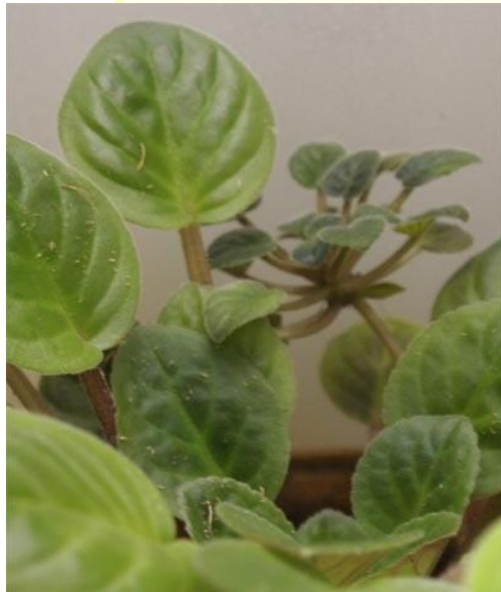
Открывание устьиц.

Нарушают покой, активируют прорастание семян

Клубнеобразование.



Первый ряд – обработка цитокининами
 Второй ряд – без обработок
 Справа – обработка цитокининами и ГК



Стимуляция почек на цветоносе
 цитокининами. Молодая розетка фиалки,
 развившаяся из такой почки



Задержка старения листа нанесением кинетина (верхняя часть изолированного листа табака 10 дней назад была обработана раствором кинетина концентрации 30 мг/л).

CYTOKININ GENE INDUCED INSECT RESISTANCE

Tobacco hornworm bioassay



PI-II-ipt

Control



leaf
extracts

.05%



.01%



.005%

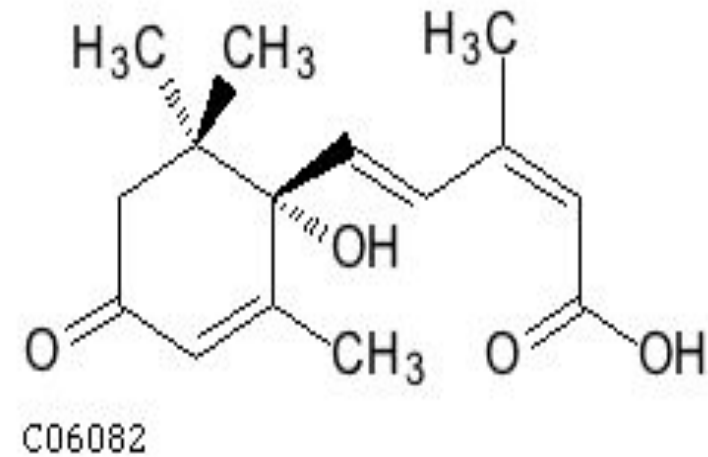


.0025%



Lepidoptera, *Manduca sexta* (tobacco hornworm)
Homoptera, *Myzus persicae* (green peach aphid)
Diptera, *Tetanops myopaeformis* (sugarbeet root maggot)

Абсцизовая кислота



Дата открытия 1961 Л.Карнс, Эддикотт (опадение листьев – abscission), Уоринг (покой- dormancy)

Представитель абсцизовая кислота (АБК) $C_{15}H_{20}O_4$

Химическая природа сесквитерпеноид $M_r = 264$

Содержание в растении покоящиеся части растений, 20-100 мг/г сыр.массы

Локализация биосинтеза листья, корни

Предшественник мевалоновая кислота, каротиноиды

Транспорт неполярный пассивный вверх и вниз

Физиологическое действие АБК

- тормозит процессы роста
- задерживает растяжение и деление клеток
- ингибирует распускание почек
- вызывает переход в покоящееся состояние семян, почек, клубней
- антитранспирант, закрытие устьиц
- регулирует опадение листьев и плодов
- вызывает старение листьев
- увеличивает устойчивость растений



Перед листопадом в листьях накапливается большое количество абсцизовой кислоты.

Физиологическое действие

Ингибитор роста

Ускорение старения

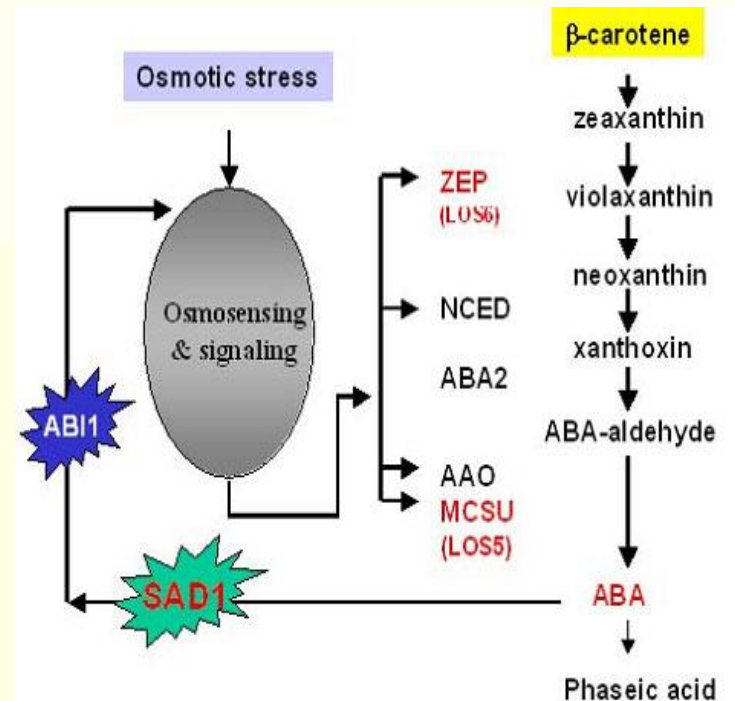
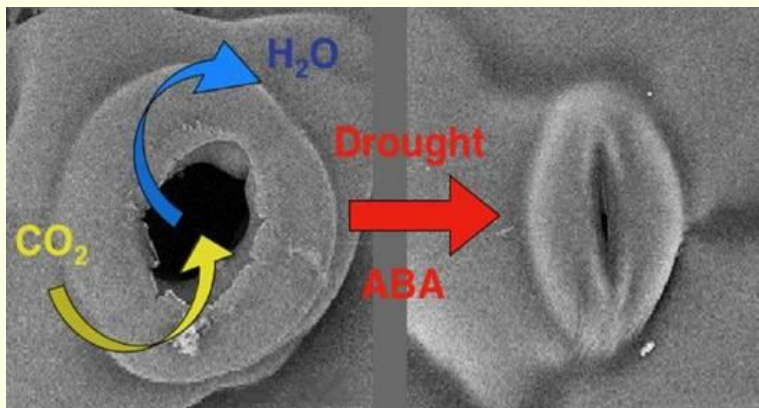
Покой семян

Закрывание устьиц, антитранспирант

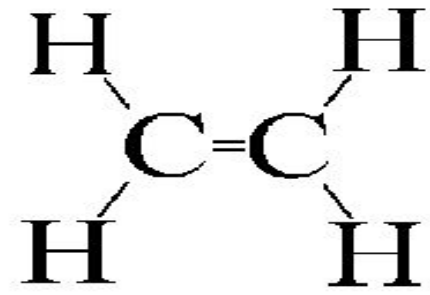
Опадение листьев, плодов



АБК – гормон осмотического стресса



Этилен



Дата открытия 1901 Д.Н. Нелюбов

Представитель этилен

Химическая природа непредельный углеводород $M_r = 28$

Содержание в растении стареющие листья, покоящиеся почки, созревающие плоды

Локализация биосинтеза меристемы, узлы

Предшественник аминокислота метионин

Транспорт по всему растению, диффузия



Физиологическое действие Этилена

Формирование и созревание плодов

Торможение роста

Регуляция листопада, формирование
отделительного слоя

Заживление ран

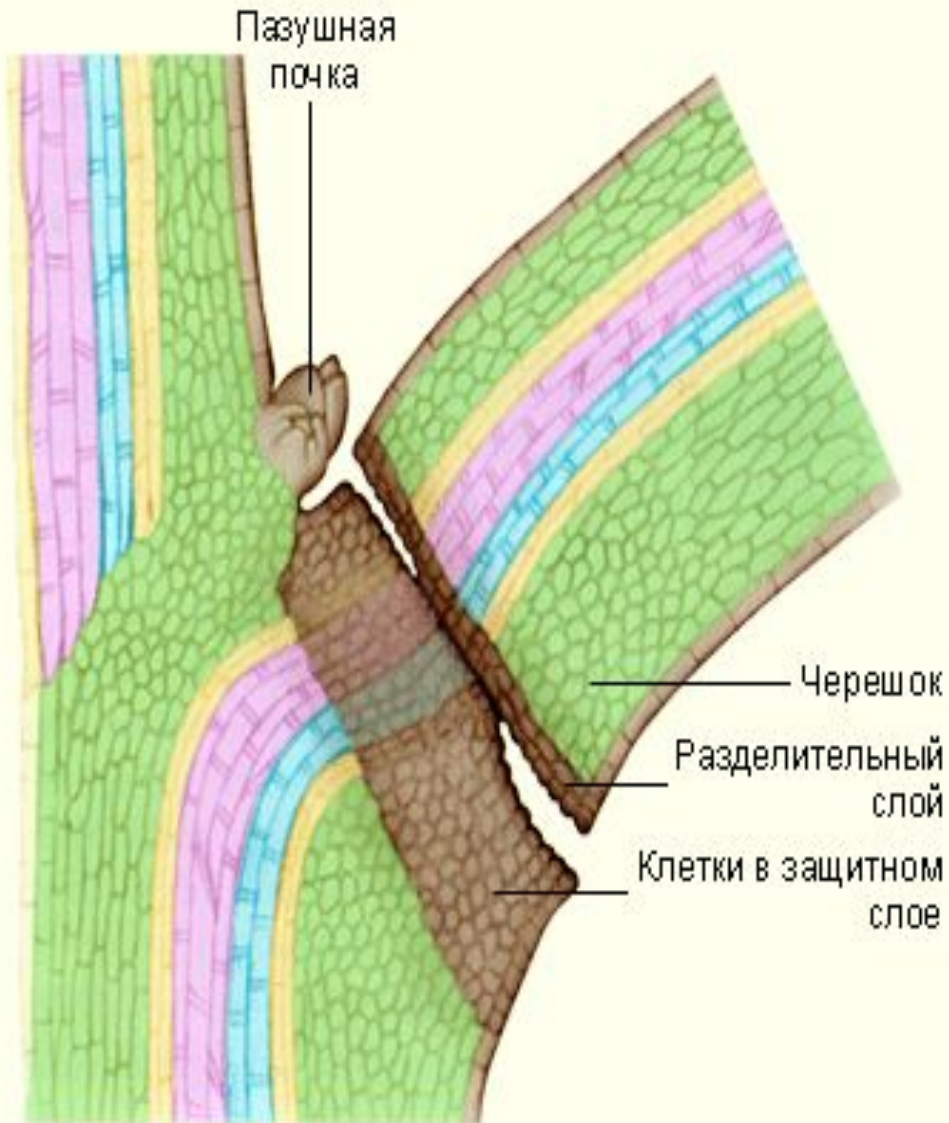
Гормон механического стресса

Биотический стресс

Цветение



**Этилен стимулирует созревание
плодов.**



При опадении органов (листьев, плодов) у основания этих органов образуется отделительный слой, клетки которого разделяются в результате растворения срединной пластинки.

Порывы ветра и другие механические воздействия рвут проводящие пучки, и орган опадает.

Для защиты от инфекции и предотвращения потери воды под отделительным слоем образуется защитный слой.

Опадение листьев помогает растению сохранить воду в засушливый период или зимой.



**Ethylene insensitive
petunias**

**Wild type
petunias**

Тройной ответ на этилен:

Замедление роста в длину

Утолщение

**Изменение направления роста с вертикального на
горизонтальное**

Epinasty

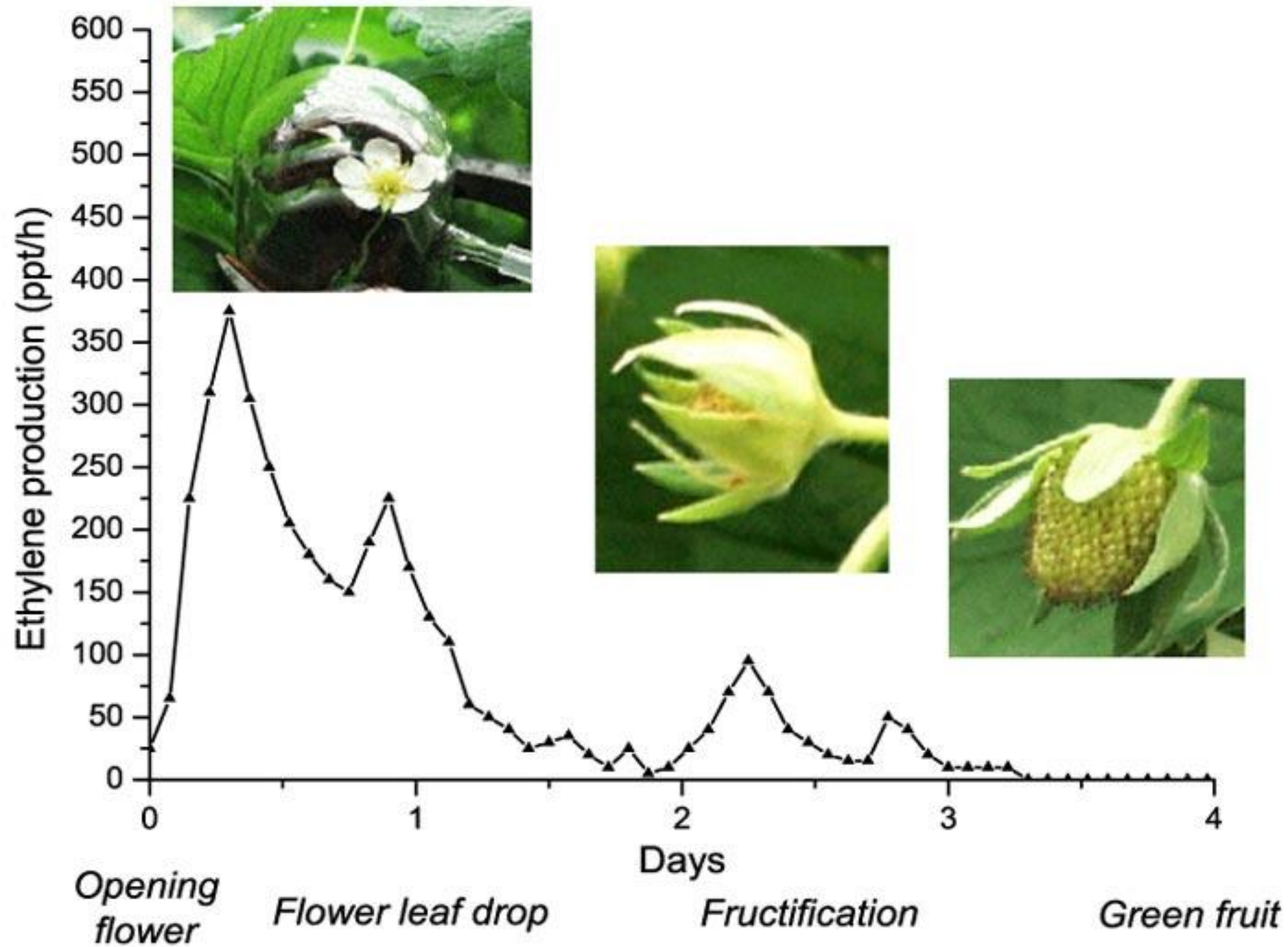
Epinasty is a downward curvature of the leaf caused by growth of cells on the upper surface of the petiole

Epinasty requires cell turgor and elongation, as contrasted to wilting

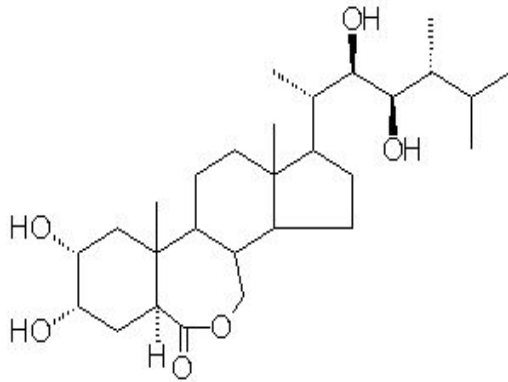
Ethylene is the primary signal inducing epinasty



- Этилен вызывает эпинастию у листьев и лепестков (быстрый рост верхней стороны органа, в результате которого происходит изгибание вниз)
- Этилен вызывает уменьшение транспирации, тормозит рост главного и стимулирует образование боковых корней, зацветание ананаса, увядание листьев
- Вызывает образование аэренхимы и придаточных корней



Брассиностероиды



Дата открытия 1970 Дж Митчелл

1979 М.Д.Грови

Представитель брассинолид $C_{28}H_{48}O_6$

Химическая природа стероидная (терпеноиды)

Содержание в растении пыльца, цветы, молодые листья и побеги

Локализация биосинтеза меристемы, узлы

Предшественник мевалоновая кислота

Транспорт по всему растению, диффузия

Физиологическое действие

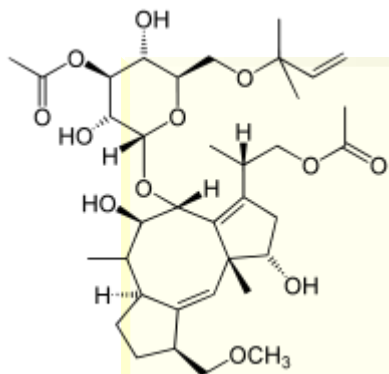
Стимуляция роста

Формирование урожая

Устойчивость

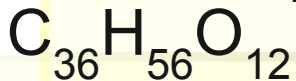


Другие гормоны



Фузикокцин

Дитерпен $M_r = 680$



$10^{-5} - 10^{-8}$ г/кг сырой массы

Пептидные гормоны:

Системин (18 ак)




Фитосульфоксины (4-5 ак)

Фактор быстрого
подщелачивания (50 ак)

Взаимодействие фитогормонов

- **Функциональное** - согласованность в механизмах действия фитогормонов на функциональную активность клеток и тканей.
- **Метаболическое** – влияние фитогормонов на метаболизм друг друга

Функциональная взаимосвязь

| | | | |
|-------------|---|---|---|
| ИУК | 3×10^{-6} | 3×10^{-6} | 3×10^{-6} |
| Кинетин | 2×10^{-7} | 2×10^{-8} | 1×10^{-6} |
| Регенерация |  |  |  |

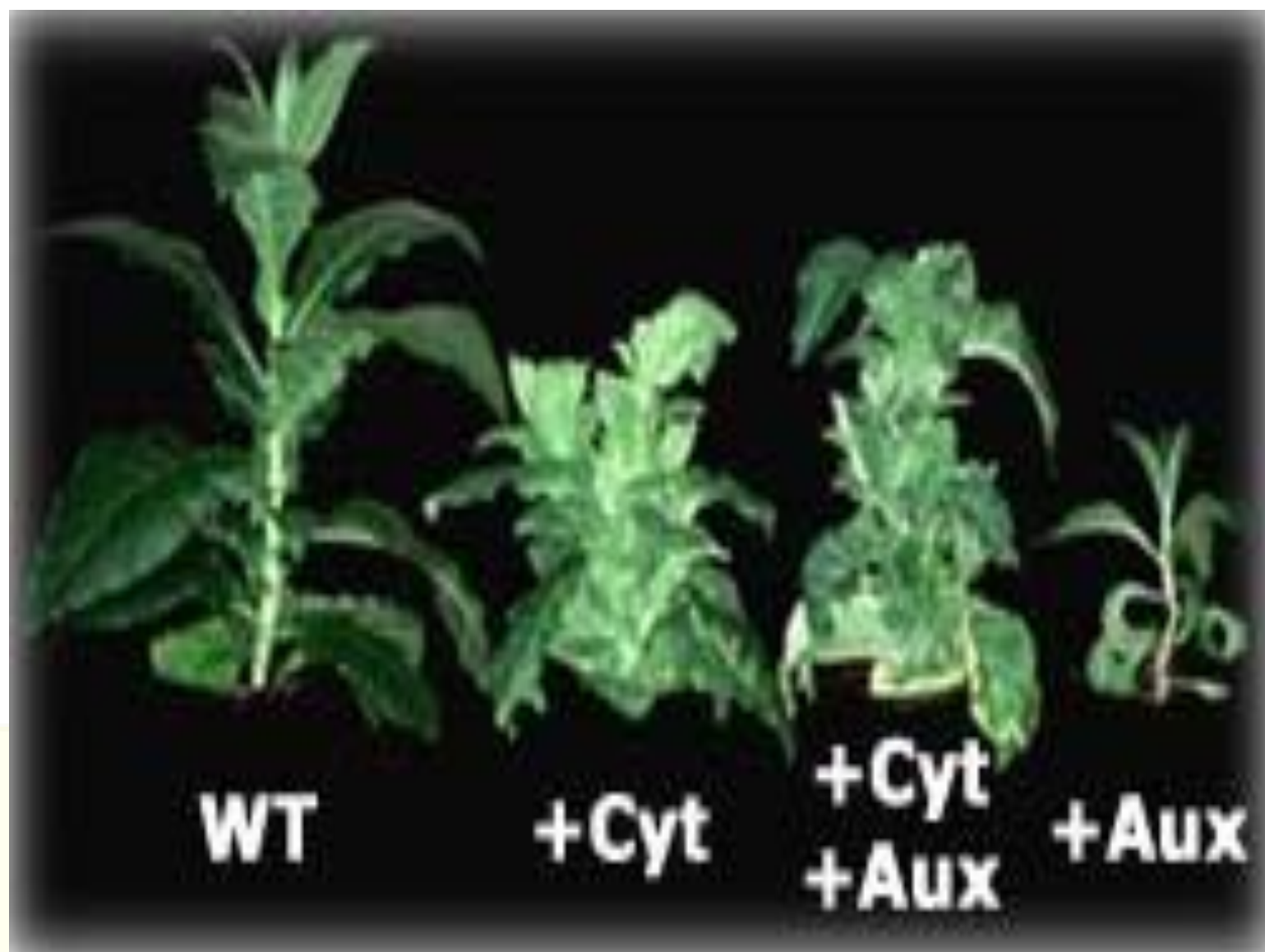
Рост растений и формообразовательные процессы регулируются определенным соотношением фитогормонов.

Опыты по выращиванию каллусов табака на питательной среде с различными соотношениями ИУК, ЦК и ГК:

- 1) без гормонов каллус растет плохо;
- 2) только ИУК - клетки растягиваются;
- 3) ЦК + ИУК - рост и дифференцировка
- 4) ЦК / ИУК - рост и дифференцировка с образованием корней
- 5) ЦК / ИУК (высокое) - рост и дифференцировка с образованием почек
- 6) ЦК / ГК (низкое) — рост и дифференцировка с образованием тонких этиолированных растений с узкими листьями;
- 7) ЦК / ГК (высокое) — рост и дифференцировка с образованием коротких зеленых растений с округлыми листьями.

Примеры антагонистического действия:

- ИУК усиливает поступление питательных веществ в верхушку стебля, но подавляет рост пазушных почек.
- Увеличение концентрации ЦК в верхушке стебля тормозит действие ИУК, поэтому растут боковые почки.
- ГК усиливают рост стебля, а АБК — тормозит.
- АБК подавляет синтез и выделение α -амилазы, индуцированное ГК; тормозящее действие АБК снимают ЦК.
- ЦК усиливают зеленение листьев, а АБК тормозит этот процесс.
- ИУК вместе с ЦК ускоряет рост листьев, а АБК ингибирует.
- Если в листе мало ИУК, но много АБК и этилена — происходит старение и опадание листьев.
- ИУК стимулирует образование корней, АБК тормозит.



Метаболическая взаимосвязь

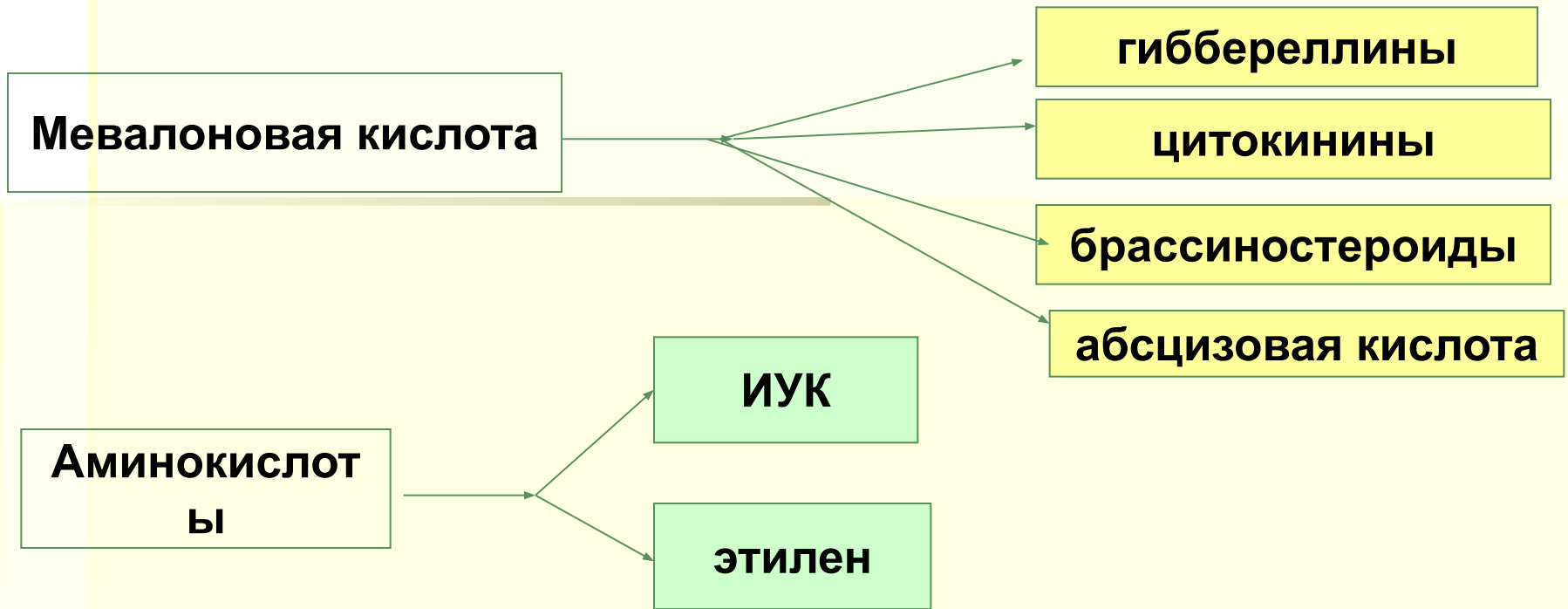
характер и тип роста зависят от соотношения в тканях гормонов, стимулирующих и ингибирующих данный ростовой процесс. Это соотношение регулирует растение.

Способы регуляции:

- гормон может дерепрессировать соответствующий ген.
- разные гормоны имеют общих предшественников

Метаболические вилки

Отдельные фитогормоны в процессе своего образования проходят через одни и те же реакции, имеют общих предшественников. Это приводит к образованию метаболических вилок, в результате чего в зависимости от условий идет образование одного или другого вещества.



Гормоны могут стимулировать или ингибировать синтез других гормонов путем влияния на ферменты, катализирующие синтез или разрушение

Примеры:

- ЦК усиливают синтез ИУК, ГК и этилена, снижают АБК.
- Этилен тормозит синтез ИУК, способствует увеличению АБК.
- Гиббереллины стимулируют синтез ИУК.
- ИУК и ГК стимулируют синтез этилена. Влияние ИУК проявляется при росте корня. ИУК активировывает его рост. Высокие концентрации ИУК индуцируют синтез этилена, который рост корня подавляет. Следовательно, этилен контролирует действие ИУК по принципу обратной связи.

В растении существуют места преимущественного синтеза фитогормонов и преобладающие направления их транспорта.

Молекулярные основы действия фитогормонов

1. Методы исследования
2. Сигнальные системы
3. Понятие о рецепторах
4. Рецепторы фитогормонов
5. Влияние фитогормонов на:
 - новообразование ферментов
 - мембраны
 - на энергетический потенциал клетки

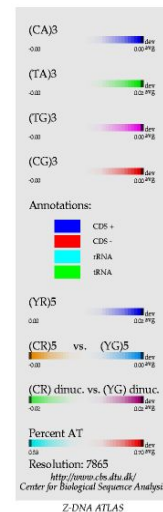
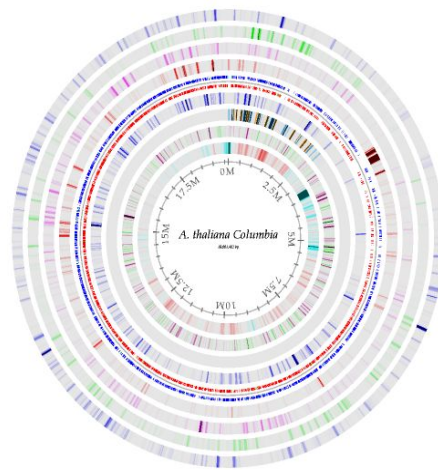
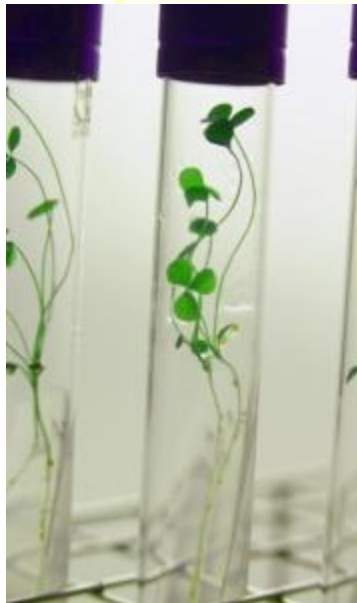
1. Методы исследования



Arabidopsis thaliana – (арабидопсис итальянский) - растение сем. Крестоцветные
модельное растение

Особенности арабидопсиса:

- быстрое размножение,
- короткий жизненный цикл (около 6 недель),
- изученность генома (геном включает 5 пар хромосом)



Арабидопсис- «растительная дрозофила»



2. Сигнальные системы

Сигнальные системы (сигнальные цепи) – приспособления, которые выработались в процессе эволюции, позволяющие организму воспринимать и преобразовывать поступающие из внешней среды сигналы.

При обмене информации между клетками одна группа - «отправители» сигнала, другая воспринимает сигнал.

Молекулу с сигнальной функцией называют *первичным мессенджером* (от англ, *message* — послание).

Чтобы клетка ответила на стимул, нужна внутриклеточная система *вторичных мессенджеров*. Одна из функций вторичных мессенджеров — усиление сигнала

3. Понятие о рецепторах

Рецепторы — молекулы белковой природы, которые распознают гормон, специфически связываются с ним, меняя свою конфигурацию с образованием гормон-рецепторного комплекса:

Рецептор + Гормон = Г-Р комплекс

Г-Р комплекс передает гормональный сигнал, необходимый для “запуска” ответной физиологической реакции клетки.

Рецепторы:

- располагаются как на мембранах, так и в цитозоле;
- один и тот же гормон может связываться с разными рецепторами, вызывая различные ответные физиологические реакции.

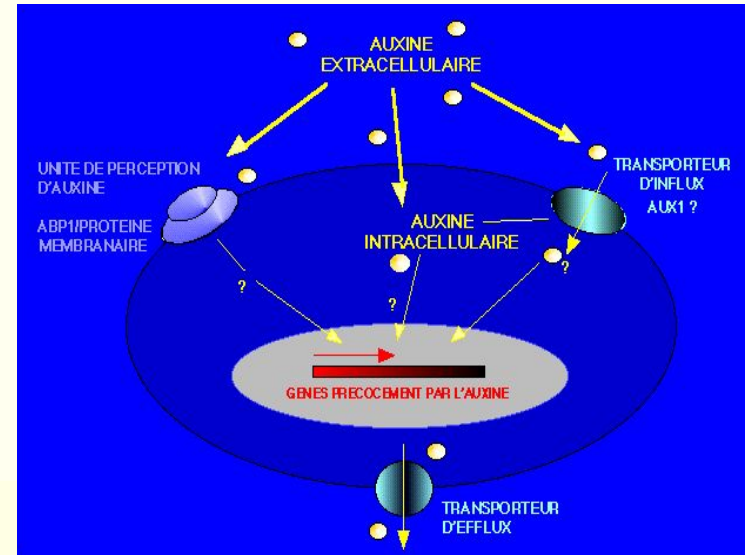
Рецепторы ауксинов

Рецептор: АБП₁ (ABP₁)-
ауксинсвязывающий протеин
(*auxin binding protein*).

Характеристика: полипептид с
молекулярной массой 22 кДа,
формирующий димер. Связан с
гормоном при помощи иона
металла. У кукурузы выделено 5
АБП₁, у арабидопсиса

Локализация :

- плазмалемма (восприятие ауксинового сигнала)
- ЭПР (запасной белок)

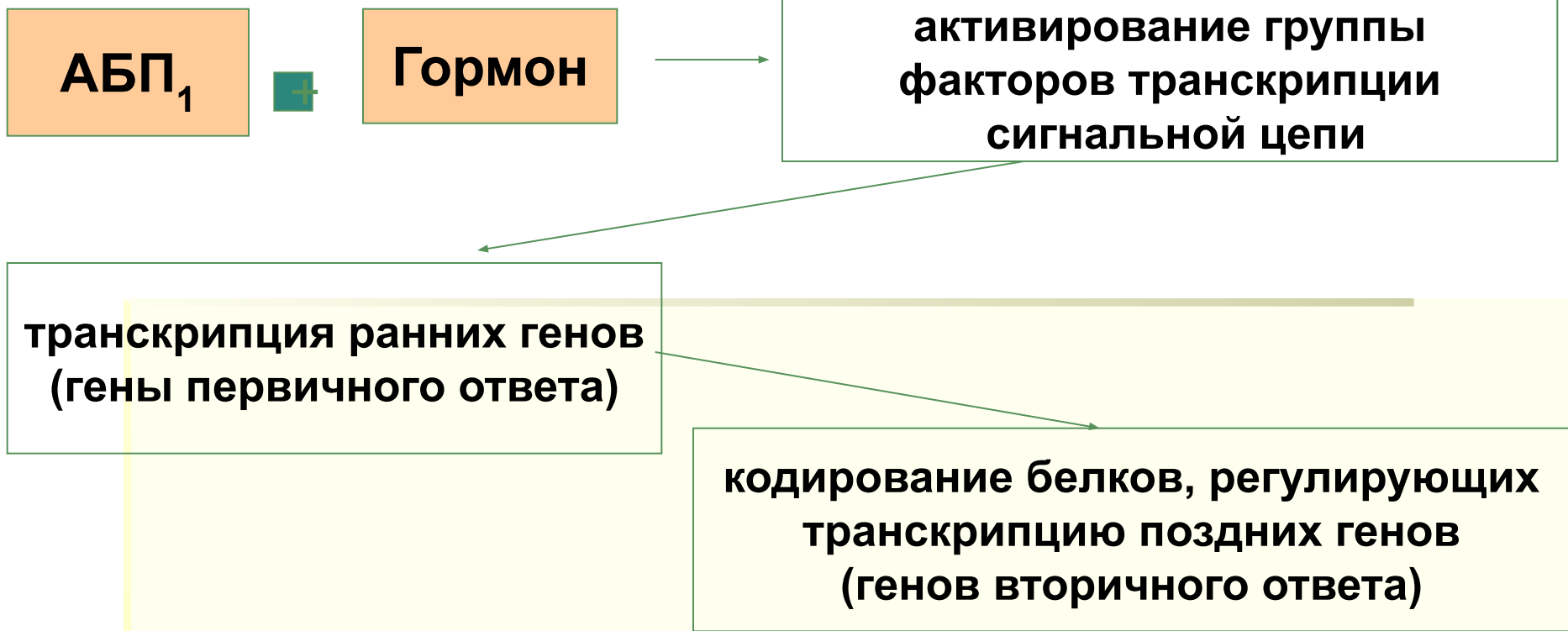


Механизм действия ИУК

ИУК+рецептор → активация H^+ -помпы → выброс H^+ из клетки в периплазматическое пространство → подкисление клеточной стенки

Активация ферментов, разрыхляющих КС

Активация экспрессии различных групп генов, кодирующих ферментные белки, участвующие в деградации и новообразовании КС



Гены первичного ответа :

- кодируют белки, регулирующие транскрипцию генов вторичного ответа
- вовлекаются в процессы межклеточных взаимодействий, т.е. сигнализации,
- связаны с процессами адаптации.

В 1996 году Абель с сотр. идентифицировали 5 групп ранних ауксин-зависимых генов.

Поздние гены:

кодируют белки, вызывающие физиологическую реакцию.

Рецепторы цитокининов

Рецептор: CRE₁ - *cytokininine receptor*

Характеристика: двухкомпонентная

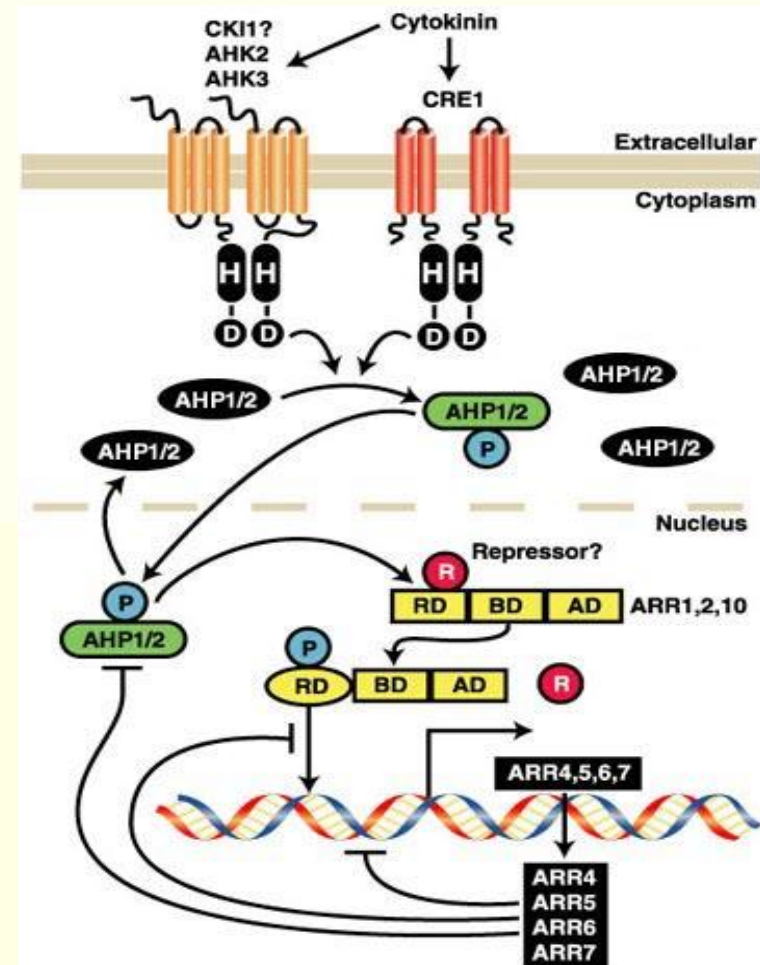
гистидиновая киназа - домен связывания с ЦК расположен на внешней стороне мембраны и гистидинкиназный домен

Локализация : в плазмалемме

Рецепторы цитокининов

CRE₁ ANK₂ ANK₃

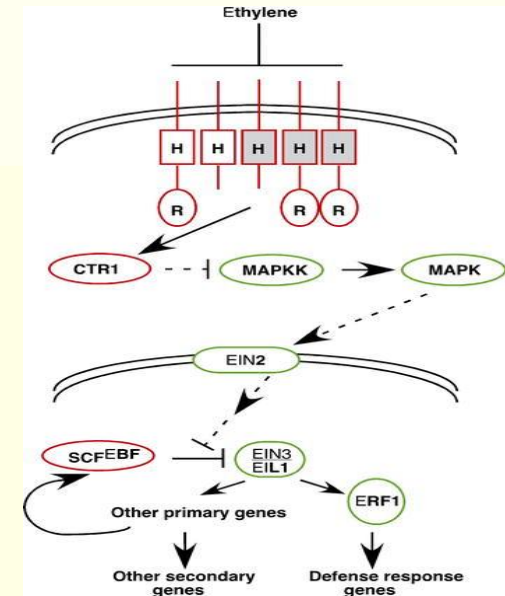
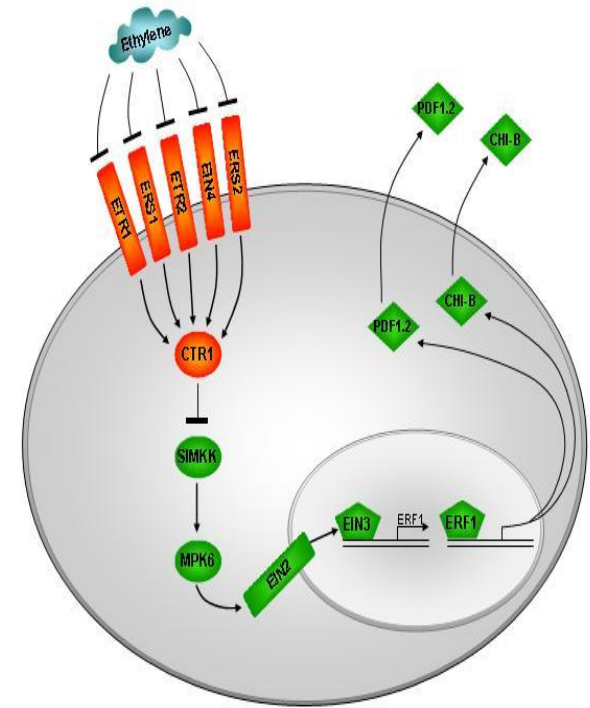
Эти белки обладают гистидинкиназной активностью



Рецепторы этилена

У арабидопсиса: геновое семейство белков-рецепторов этилена:
ETR1, ETR2 (ethylene receptor)
EIN4 (ethylene insensitive)
ERS1 ERS2 (ethylene response sensor)

Белки-рецепторы входят в состав мембран
CTR1 – серин/треонинкиназа
EIN2 – мембранный белок
EIN4 – транскрипционный фактор



Гиббереллины

Рецепторы не идентифицированы. Предполагают, что они располагаются на поверхности клеток

АБК

Рецепторы недостаточно охарактеризованы.

Один из них -белок RPK 1 (*receptor-like protein kinase*) — является трансмембранным, связывается с АБК и содержит протеинкиназный цитоплазматический домен.

Брассиностероиды

Рецептор: BRI₁

Характеристика: состоит из 1196
остатков аминокислот,

Локализация : в плазмалемме

Влияние фитогормонов на образование ферментов

Фитогормоны влияют на:

- уровне транскрипции
- посттранскрипционном уровне
- время жизни мРНК
- процесс поступления мРНК в цитоплазму.

Доказательства взаимосвязи с синтезом ферментов:

- действие гормонов не проявляется при введении ингибиторов синтеза мРНК и белка;
- гормоны влияют на новообразование мРНК и белка.
- при неблагоприятных условиях участвуют в индукции генов, кодирующих образование стрессовых белков.

Влияние фитогормонов на образование ферментов

Примеры:

- ИУК стимулирует биосинтез целлюлазы, АТФ-фазы, целлюлозо-синтетазы, пектинметилэстеразы и др.
- ГК активируют образование ряда гидролаз и ферментов, катализирующих синтез липидов, входящих в состав мембран.
- ЦК индуцируют синтез нитратредуктазы, РДФ-карбоксилазы и др.,
- АБК тормозит синтез ряда белков, но индуцирует синтез белков в позднем эмбриогенезе.
- Этилен активирует образование белков-ферментов, участвующих в процессах созревания плодов

Влияние фитогормонов на мембраны

Под влиянием ИУК изменяется толщина мембран.

Гормоны регулируют проницаемость мембран:

- ИУК и ЦК усиливают поступление ионов через мембраны
- АБК и этилен индуцируют выход ионов из клетки
- ГК увеличивает проницаемость мембран для сахаров
- ГК вызывает новообразование мембран ЭПР, способствуя синтезу липидных компонентов.