

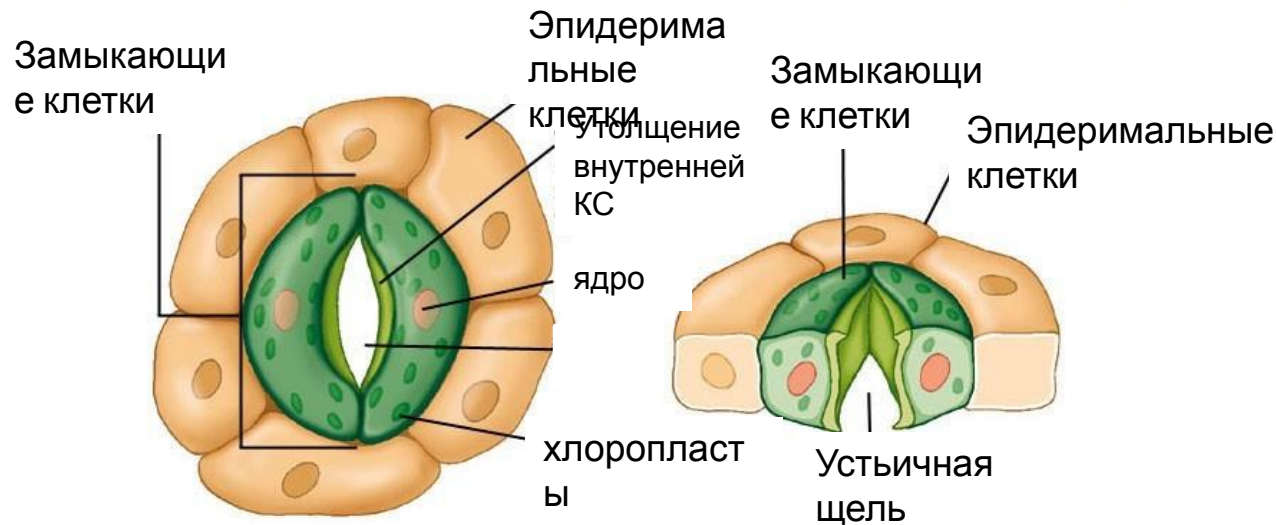
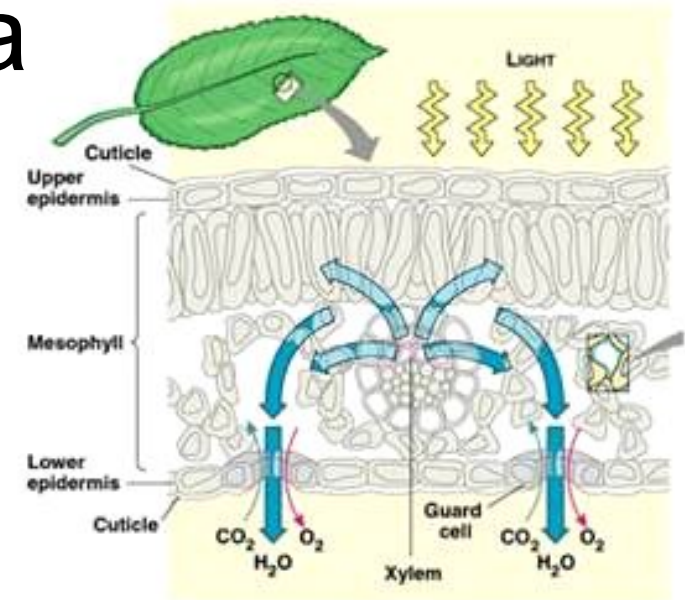
Замыкающие клетки устьиц

Формирование и регуляция



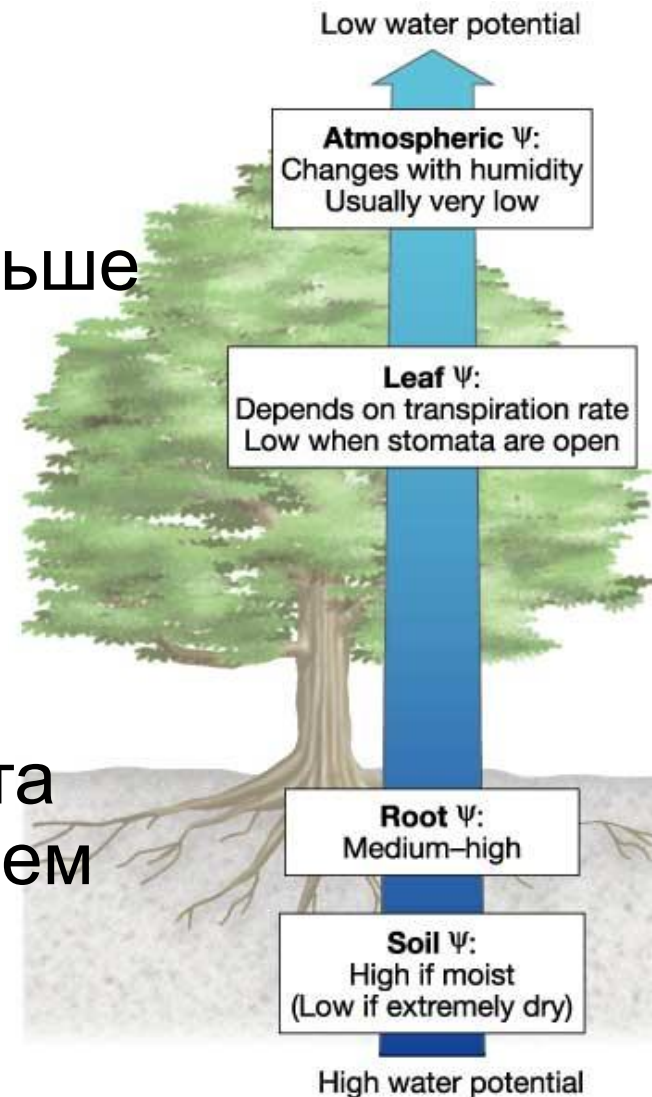
Функции и устройство устьичного аппарата

- Газообмен между фотосинтезирующими тканями и окружающим воздухом
- Регуляция транспирации, которая нужна для:
 - Движения воды в целом растении
 - Охлаждения

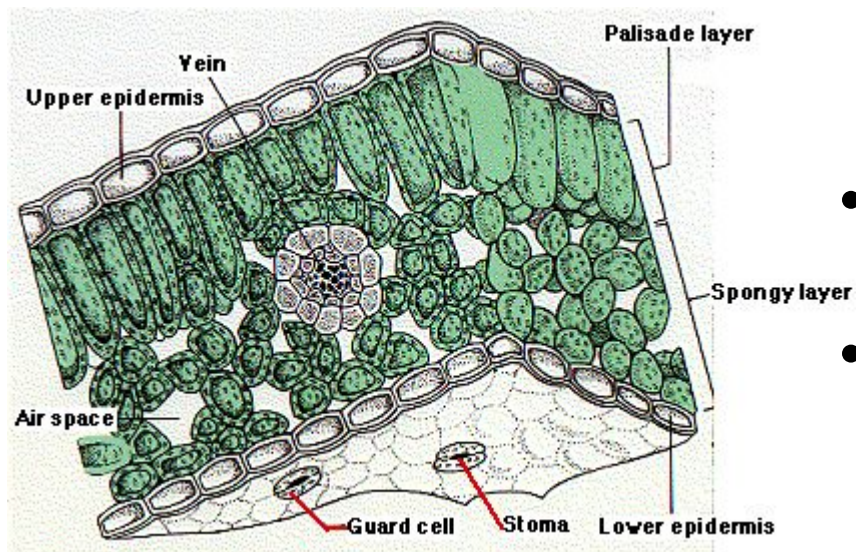


Защита от водного дефицита

- Водный потенциал показывает, насколько «количество воды» меньше максимального.
- Градиент Ψ показывает направление движения воды в системе почва-растение-атмосфера
- Водный потенциал листа определяется состоянием устьичного аппарата



Расположение устьиц



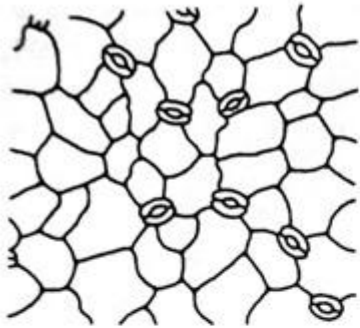
Примеры:

1. яблоня, дуб, клен
2. томаты, капуста, горох, бобы, подсолнечник
3. рис, пшеница, эвкалипт, овес
4. *Viocctoria regia*, *Nymphea*, *Nelumbium*
5. *Potomegaton*, *Blixa*, *Vallisnaria*

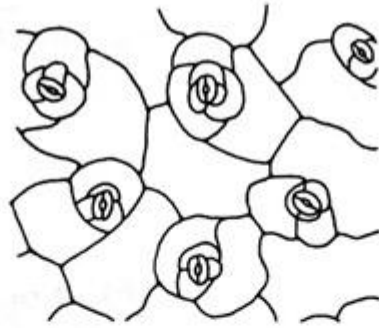
Выделяют 4 паттерна расположения устьиц:

- 1. яблочный тип: устьица только на нижней стороне
- 2. картофельный тип: устьица преимущественно на нижней стороне
- 3. злаковый тип: устьица на обеих сторонах
- 4. полуводный тип: устьица преимущественно на верхней стороне
- 5. водный тип: устьица не функциональны

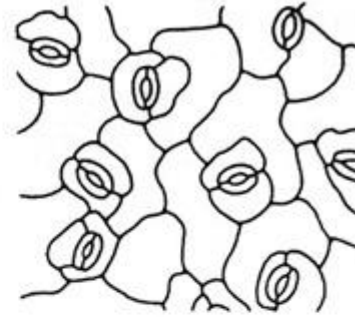
Типы устьичного аппарата



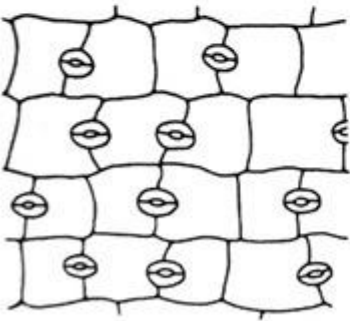
Citrullus – anomocytic
нерегулярный



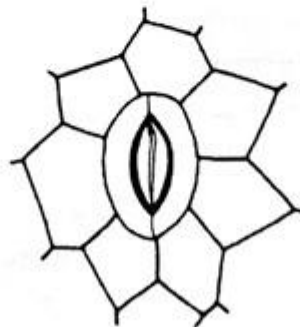
Sedum – anisocytic
неравный



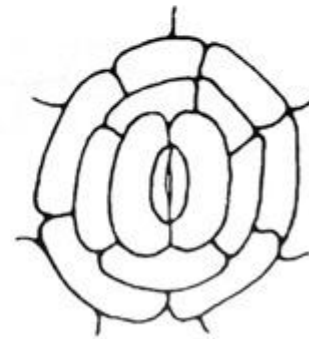
Vigna – paracytic
параллельный



Dianthus – diacytic
перпендикулярный



Lannea – actinocytic
звездчатый

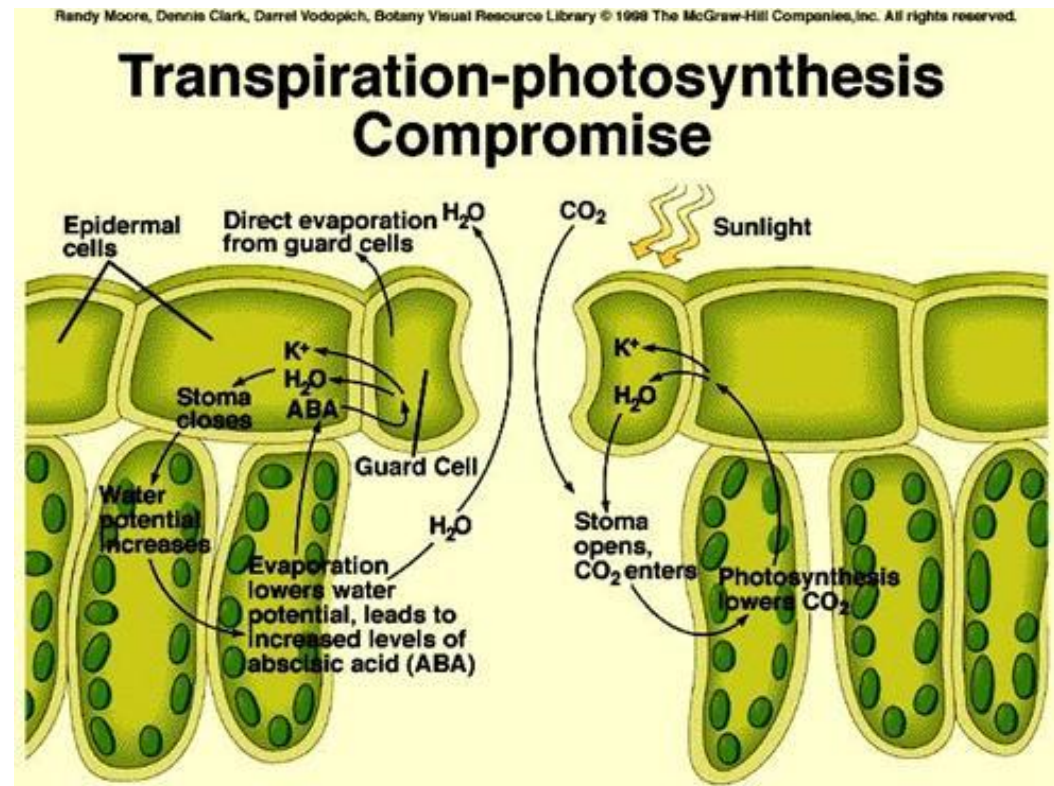


Schinopsis – cyclocytic
циклический

Замыкающие клетки окружены добавочными клетками, которые могут располагаться различным образом (видоспецифично). Добавочные клетки не содержат пластид и соединены плазмодесмами с другими клетками эпидермиса.

Какие факторы регулируют работу устьиц

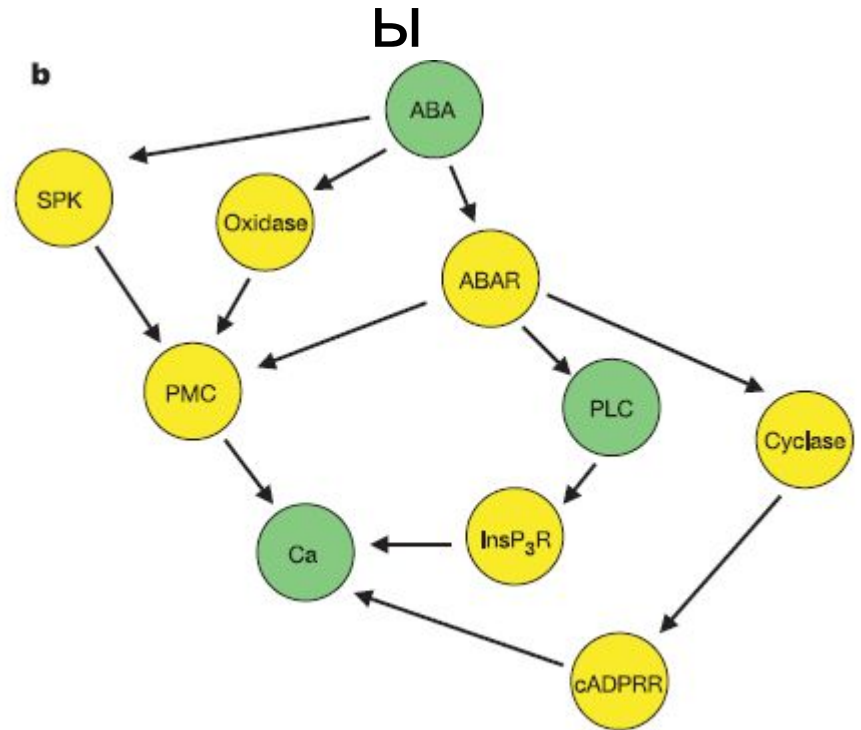
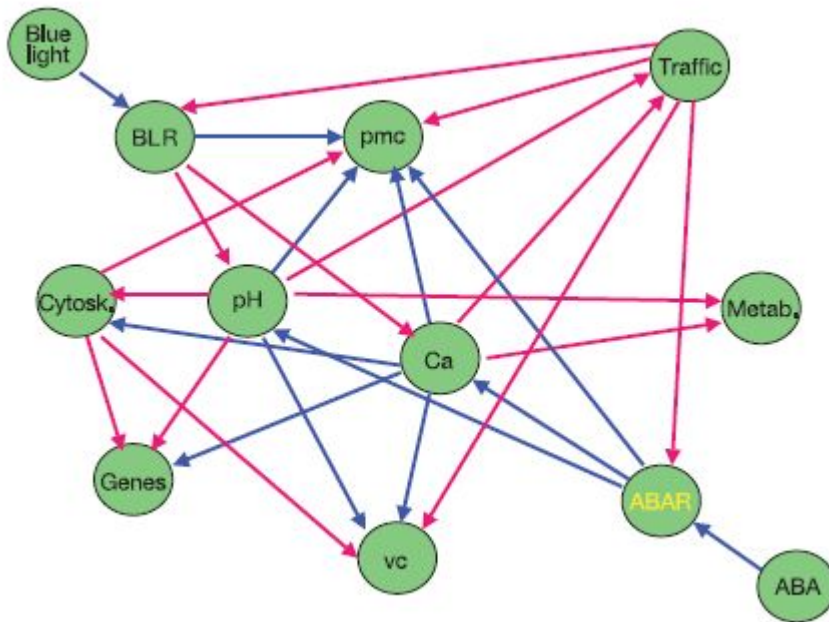
- Относительная влажность атмосферы
- Содержание влаги в почве
- СВЕТ (суточная ритмичность)
- Температура
- Скорость ветра



Нужен компромисс?

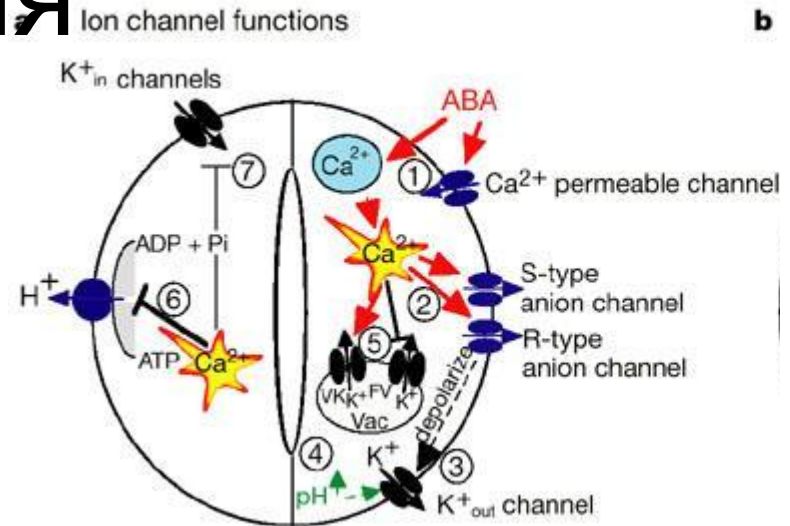
Какие сигналы чувствуют устьичные клетки?

- Световой сигнал → рецепторы → вторичные мессенджеры
- Гормональный сигнал



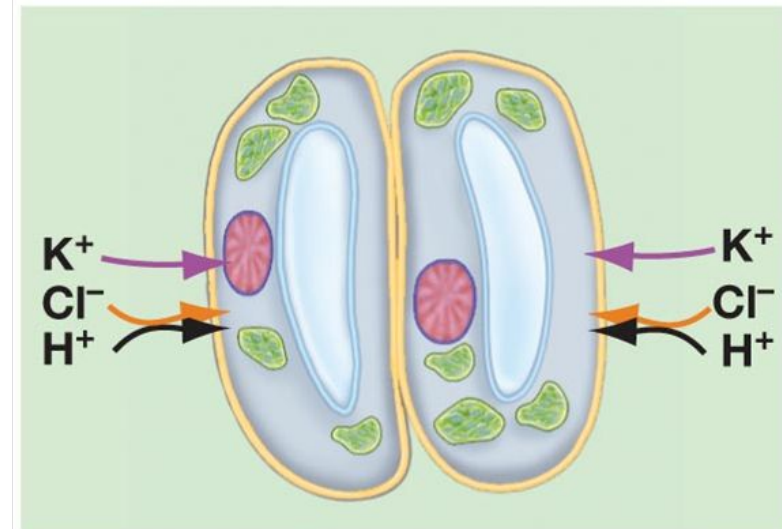
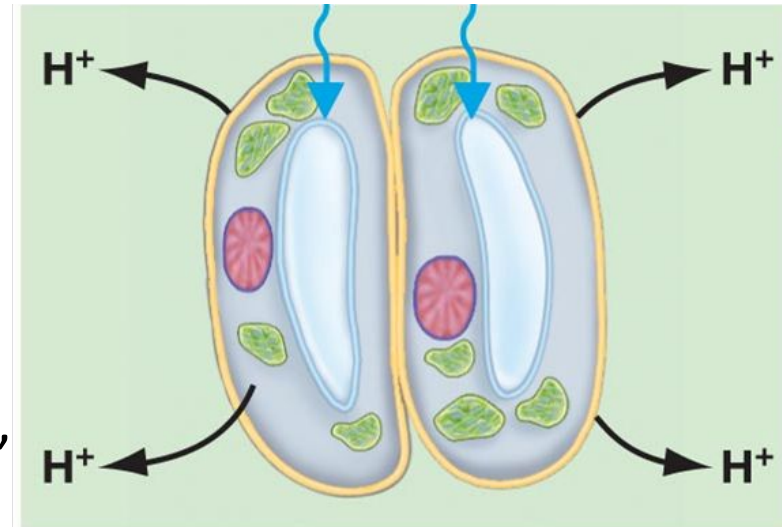
Механизм закрытия

- Ингибирование H⁺-АТФазы и активация анионных каналов приводят к деполяризации.
- Анионные каналы быстрого типа (R-type) и медленного (S-type) обеспечивают выход малата, хлорида и нитрата.
- Снижение концентрации малата также вызывается глюконеогенезом: малат превращается в крахмал.
- Деполяризация служит движущей силой для выхода K⁺ через каналы: GORK.
- Происходит вход кальция в цитоплазму. Каналы: TPC1, CNGC, GLR.



Механизм открытия

- Активация H-АТФазы ПМ. Ее активируют синий свет и ауксин, ингибируют кальция и АБК.
- Выход протонов гиперполяризует ПМ и приводит к входу K через KAT1 и 2, АКТ1 каналы
- Выход протонов закисляет апопласт, что также активирует вход K⁺.
- В качестве противоиона выступают Cl⁻, нитрат, малат.
- Источником малата является крахмал.
- Транспортёром для нитрата является CHL1.
- Большое количество ионов стимулирует ток воды через аквапорины, что приводит к повышению тургора и открыванию устьиц



Восприятие устьицами светового сигнала

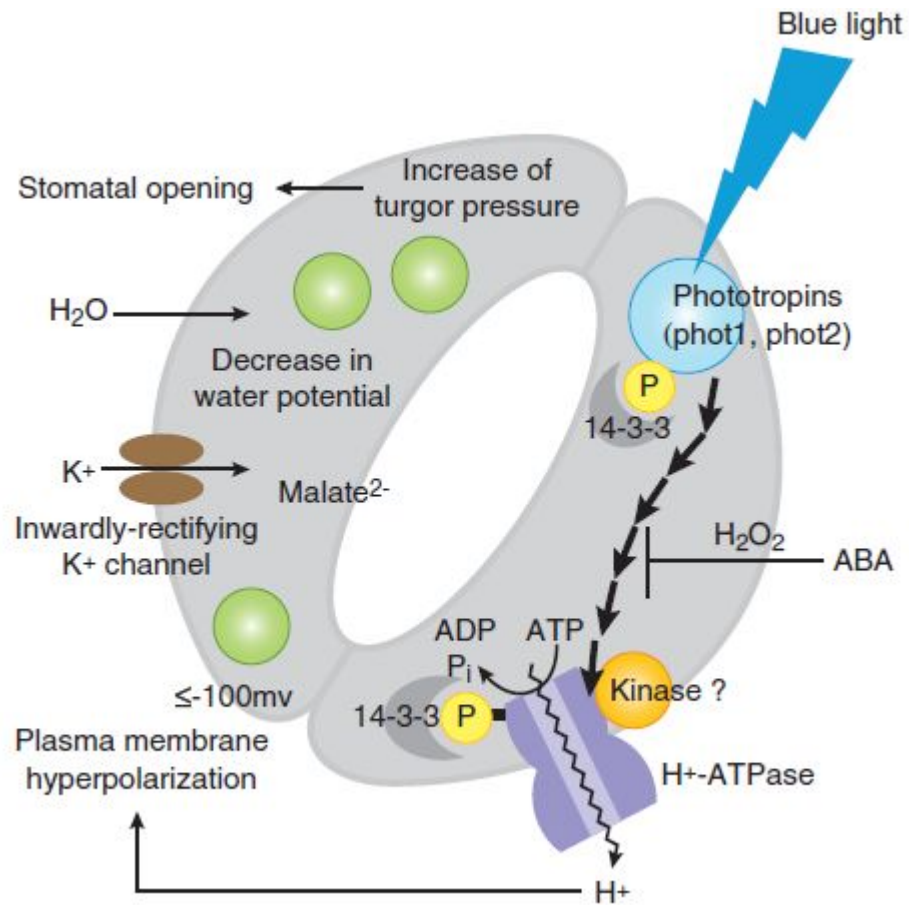
- Было обнаружено, что синий свет вызывает открывание устьиц.
- При этом достаточно короткого импульса (10-30 сек). Эффект сохраняется в течение 10 минут после окончания импульса.
- Вопрос о рецепторе был сложным: открывание устьиц было нарушено у мутантов по синтезу зеаксантина.
- Однако, в 1997 году был описан новый фоторецептор – фототропин.

Фототропин

- Фототропин – белок, содержащий 2 LOV-домена (light, oxygen, voltage), а также киназный домен.
- На синем свете происходит автофосфорилирование.
- Пики поглощения приходятся на 378 (УФ), 447 и 475 нм (синий свет).
- Об участии фототропина в открывании устьиц говорят фенотипы мутантов: одинарных и двойных.

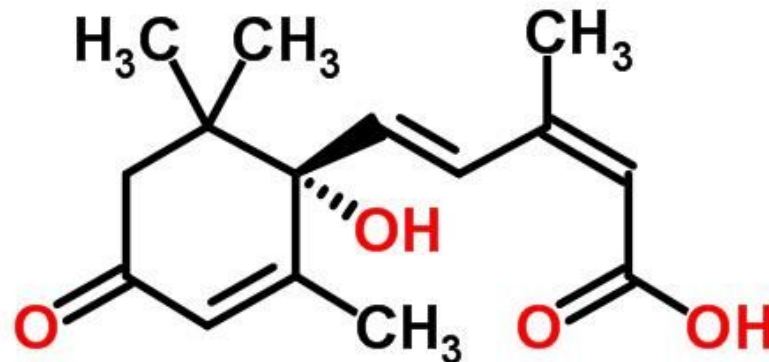
Механизм передачи сигнала

- Ключевым элементом регуляции является H^+ -АТФаза плазмалеммы.
- Ее активность регулируется путем фосфорилирования и присоединения 14-3-3 белка.
- Именно протонная помпа является мишенью для активированного фототропина.



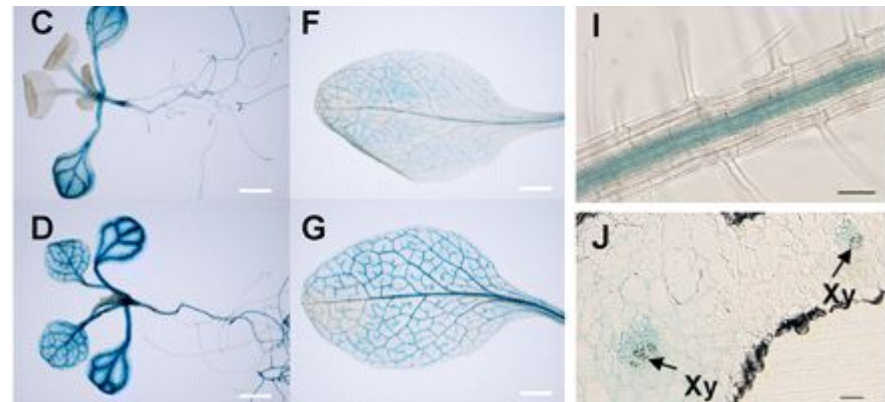
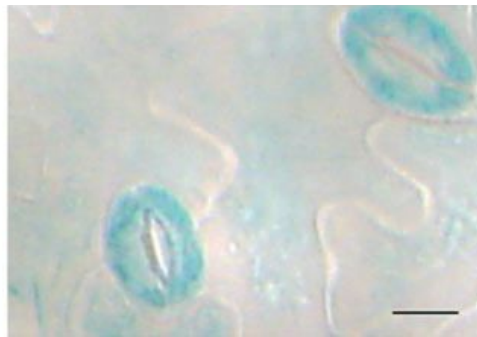
Восприятие устьицами гормонального сигнала

- АБК является центральным регулятором устьичного движения.
- Функционирование сигнального пути зависит от концентрации биологически активного гормона в ткани
- Она определяется суммой процессов: синтеза, деградации, конъюгации/деконъюгации, транспорта.
- Синтез АБК происходит в пластидах и цитозоле, преимущественно, в клетках васкулярной паренхимы, но также и в самих З.К., где она хранится в форме неак



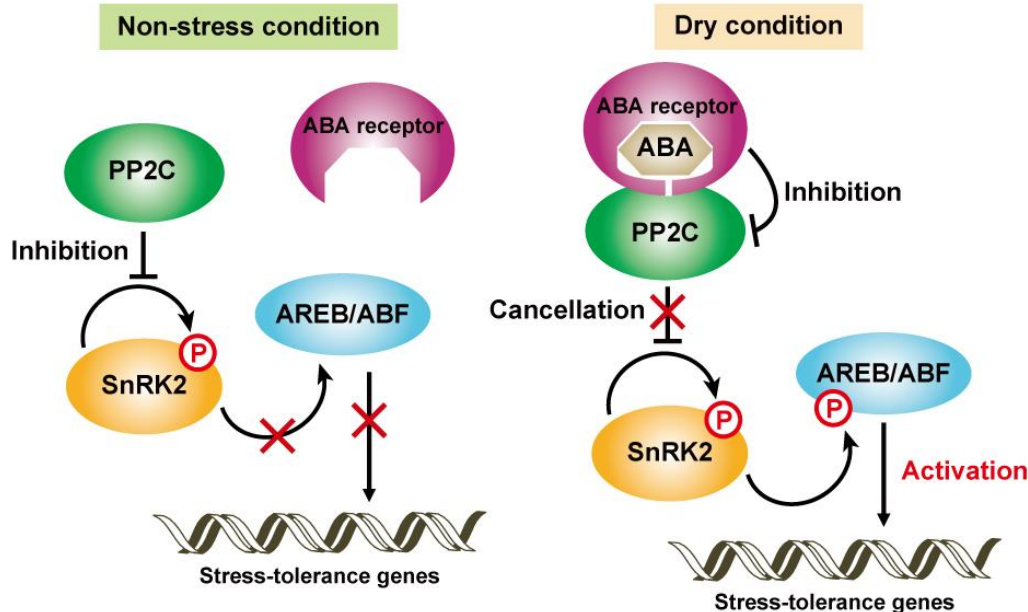
Транспорт АБК

- Поскольку АБК может транспортироваться на дальние расстояния, она служит надежным стресс-мессенджером.
- В ЗК экспрессируется транспортный белок, обеспечивающий вход АБК: ABCG22.
- В проводящих тканях экспрессируется белок, выносящий АБК: ABCG25.



Рецепция АБК

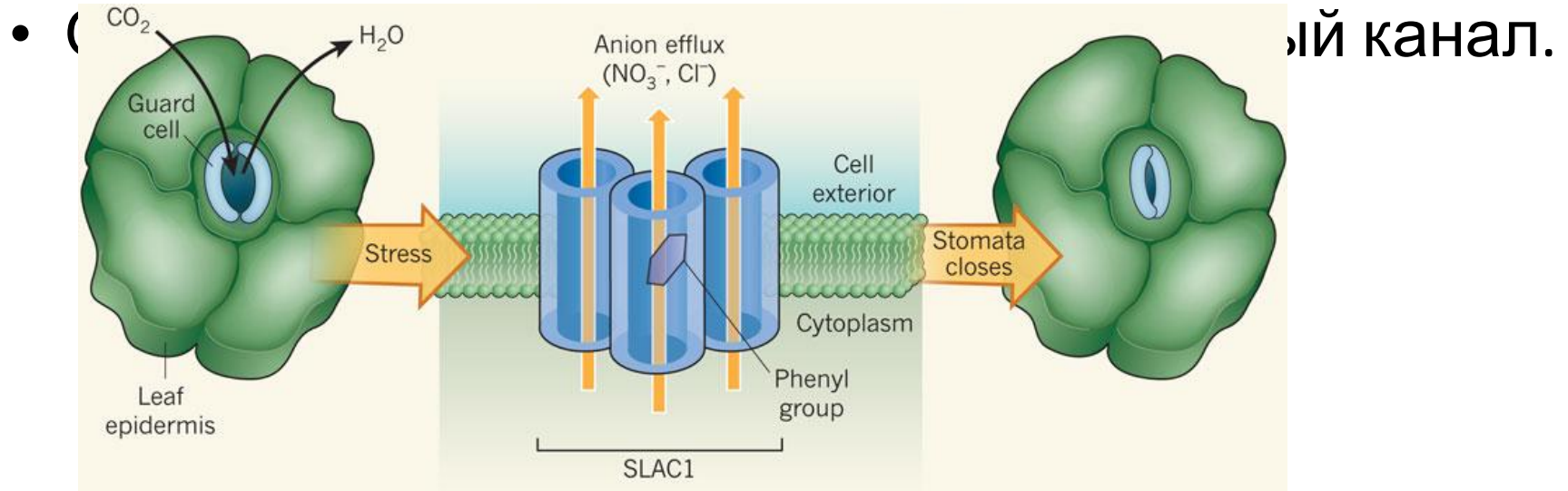
- Внутри ЗК АБК связывается с рецептором PYR/PYL/RCAR. Небольшой белок находится в цитоплазме и в ядре, в отсутствии АБК – в виде димера.
- При связывании АБК переходит в мономерную форму, при этом открывается сайт для связывания фосфатазы 2С – негативного регулятора АБК-ответа.

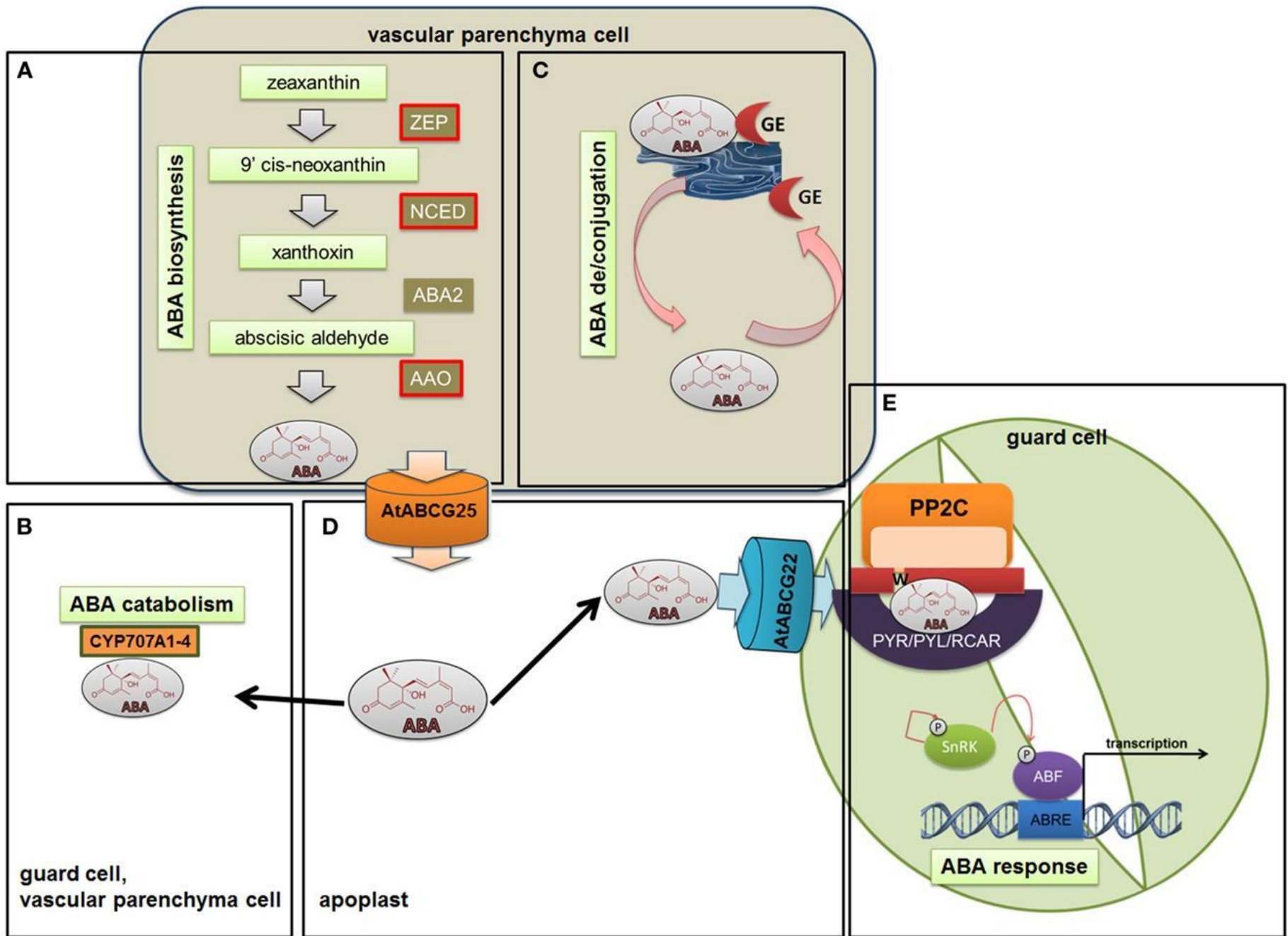


- Связывание PP2C позволяет фосфорилировать SNRK2 и запустить ответ на АБК, приводящий к закрытию устьиц

Запуск ответа на АБК

- Киназы SNRK регулируют активность ионных каналов и протонной помпы:
- Они ингибируют H⁺-АТФазу, фосфорилируя ее и препятствуя связыванию ее активатора - 14-3-3 белка.
- Они активируют SLAC – выходной анионный канал. Выход анионов ведет к деполяризации мембраны, которая активирует GORK.





АБК и Ca^{2+}

- АБК активирует Ca^{2+} каналы через фосфолипидную систему.
- Когда Ca^{2+} входит в цитозоль, активируются также каналы на мембранах ЭПР и вакуоли.
- Повышение цитозольного активирует киназы СДРК. Они во многом дублируют SNRK, также воздействуя на ионные каналы и H^+ -

