

# Генетика развития растений

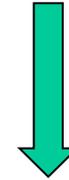
Развитие =  
рост + дифференцировка

Развитие клетки,  
ткани, органа  
(морфогенез)



## Особенность растений:

Прикрепленный образ жизни



1. Морфогенез регулируется факторами внешней среды
2. Избыточность генома

внешние факторы



внутренние факторы  
(фитогормоны)

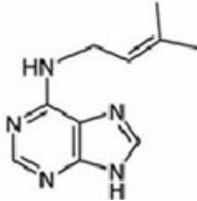


экспрессия генов



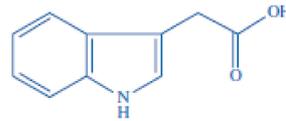
развитие

производные  
аденина

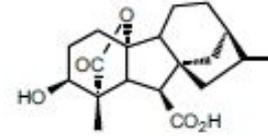


**ЦИТОКИНИНЫ**

производные  
триптофана

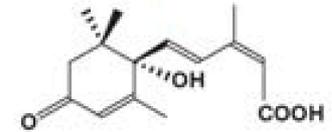


**ауксины**



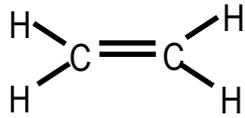
**гиббереллины**

терпеноиды



**абсцизовая  
кислота (АБК)**

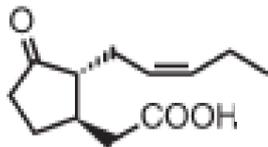
газообразный  
углеводород



**этилен**

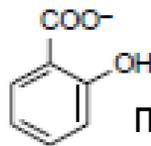
**Фитогормоны**

**жасмонаты**



ОКСИЛИПИНЫ

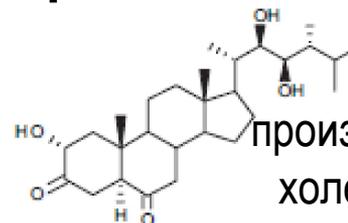
**салициловая**



**кислота**

производная  
хоризмата

**брасиностероиды**



производные  
холестана

**CLE-пептиды  
системин  
ENOD-40  
POLARIS  
etc.**

короткие  
пептиды

изменение вектора  
силы тяжести,  
вектора освещения



**Ауксины**  
(«гормоны направлений»)



изменение  
вектора роста  
органов

источники  
минерального  
питания



**Цитокинины**  
(«гормоны деления клеток»)



формирование  
новых побегов

свет,  
температура



**Гиббереллины**  
(стимуляторы вегетативного  
и генеративного развития )



прорастание,  
рост, цветение

механические  
повреждения



**Этилен**  
(«гормон стресса»)



защитные  
реакции,  
старение, ПКС

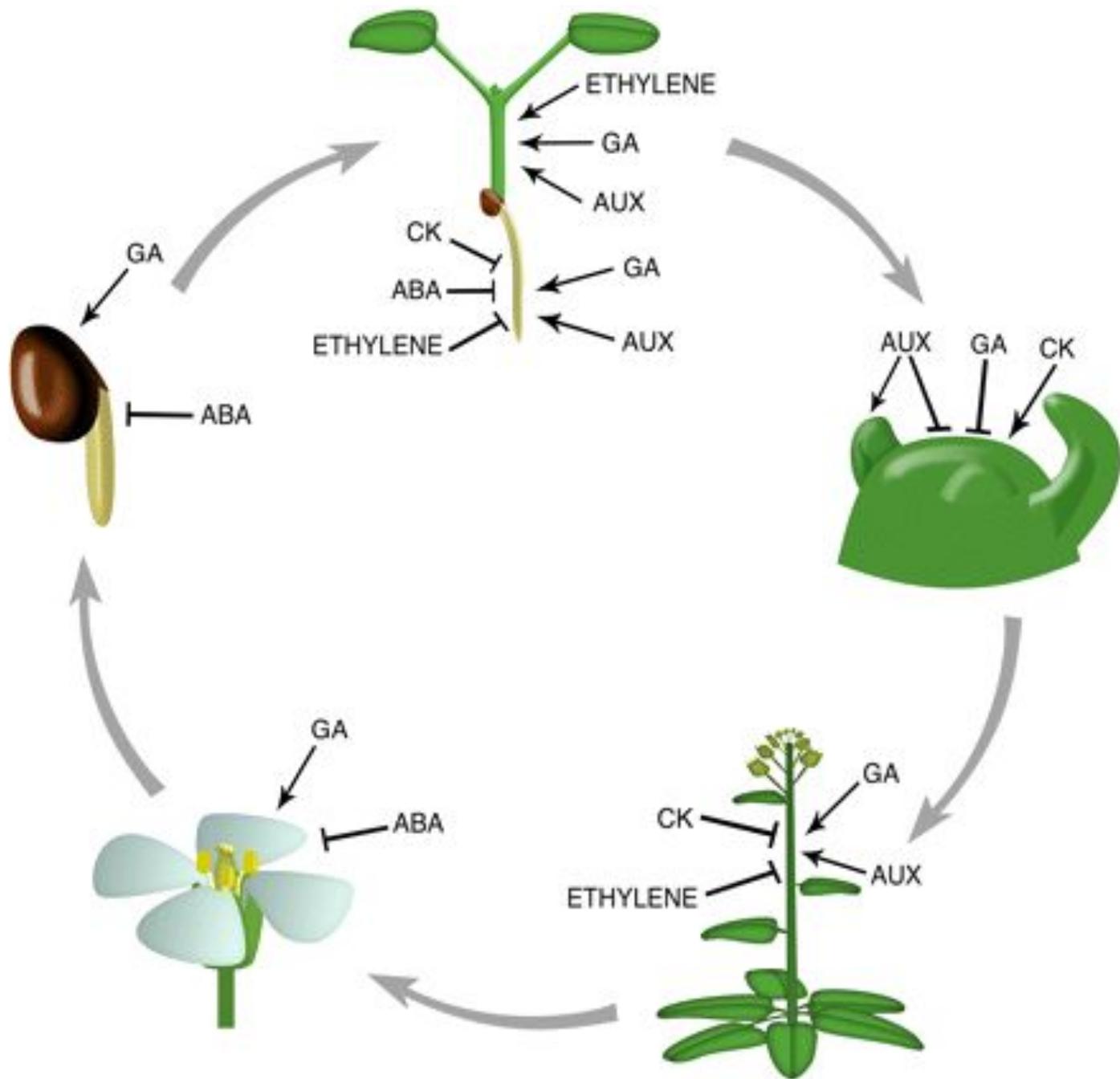
дефицит воды,  
снижение  
концентрации  
гиббереллинов,  
цитокининов и  
ауксинов



**АБК**  
(«гормон покоя»)



защитные  
реакции,  
ингибирование  
вегетативного  
развития



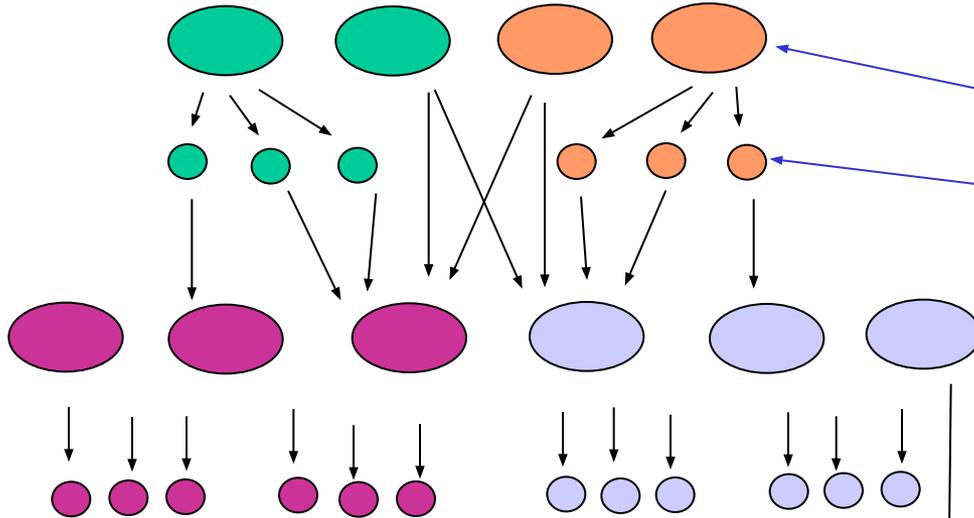


# Рецепция

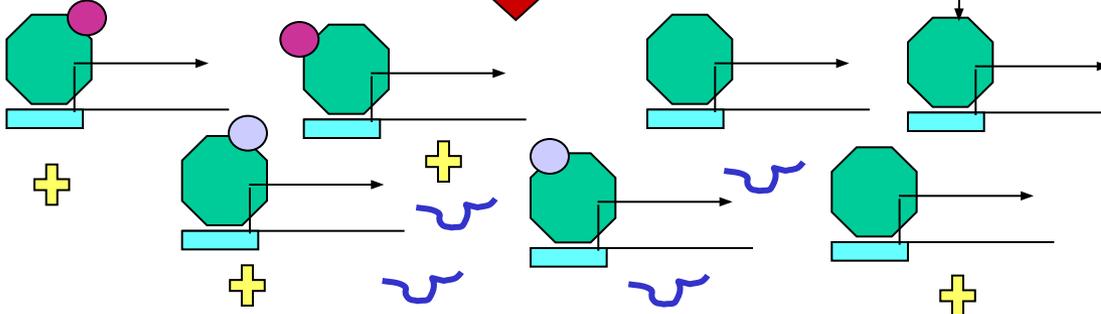


- Специфичность + высокая аффинность
- Не меняет химической структуры сигнальной молекулы
- Активирует путь передачи сигнала

# Передача сигнала



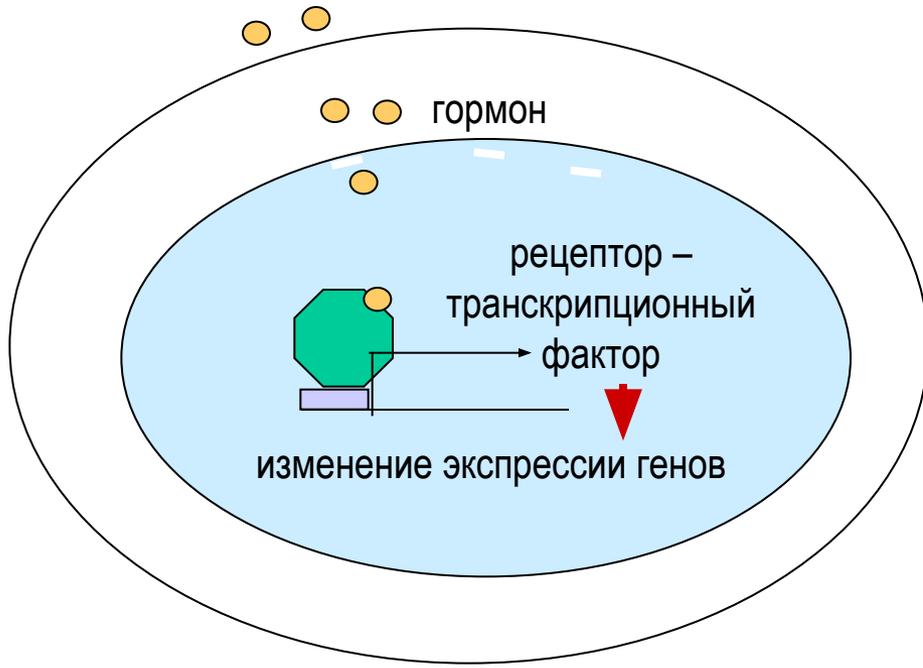
- изменение активности эффекторных белков (обычно – ферментов)
- синтез вторичных мессенджеров
- усиление сигнала на каждом этапе (сигнальный каскад)
- взаимодействие и перекрестная активация нескольких сигнальных путей



# Регуляция экспрессии генов

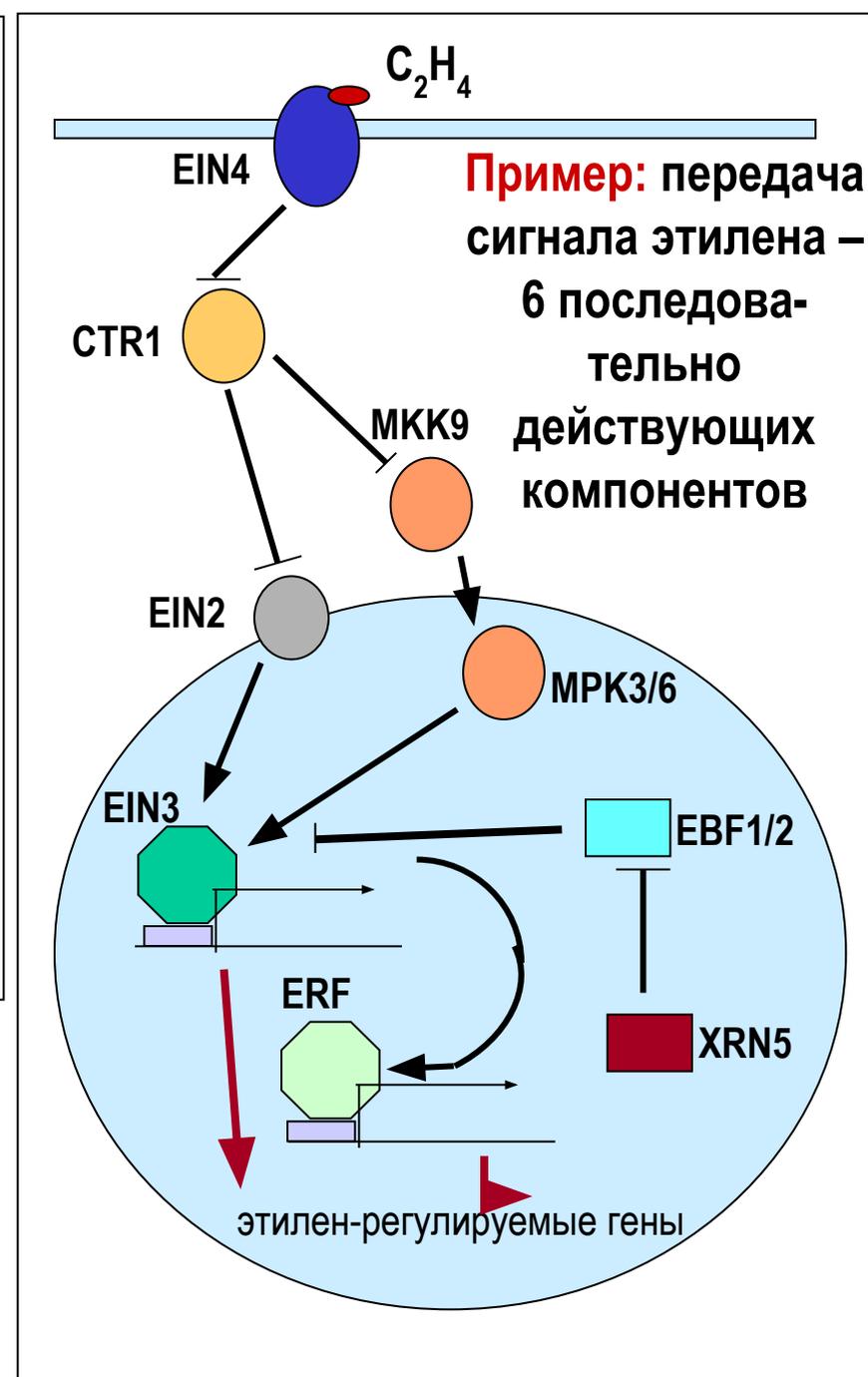
- транскрипционные факторы 
- факторы ремоделинга хроматина 
- микро РНК 
- и т.д.

**Самая короткая система передачи сигнала:  
стероидные гормоны животных**



**У растений такого нет!**

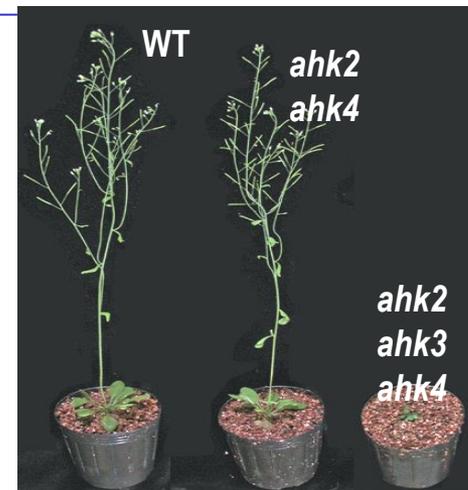
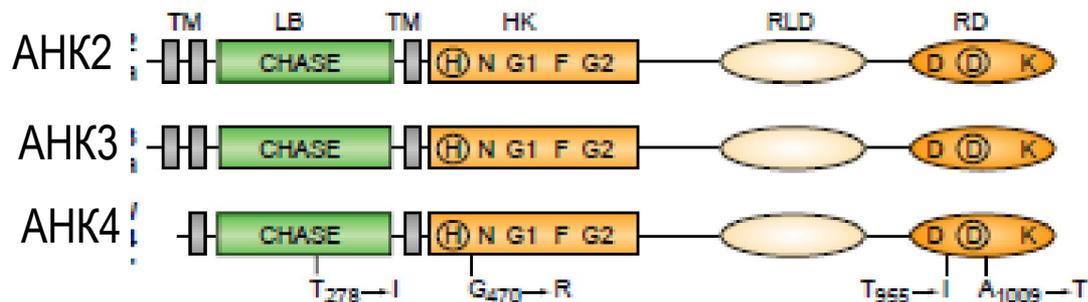
**Особенность растений:  
многокомпонентные пути  
передачи сигналов  
(смысл: возможность  
регуляции на каждом этапе)**



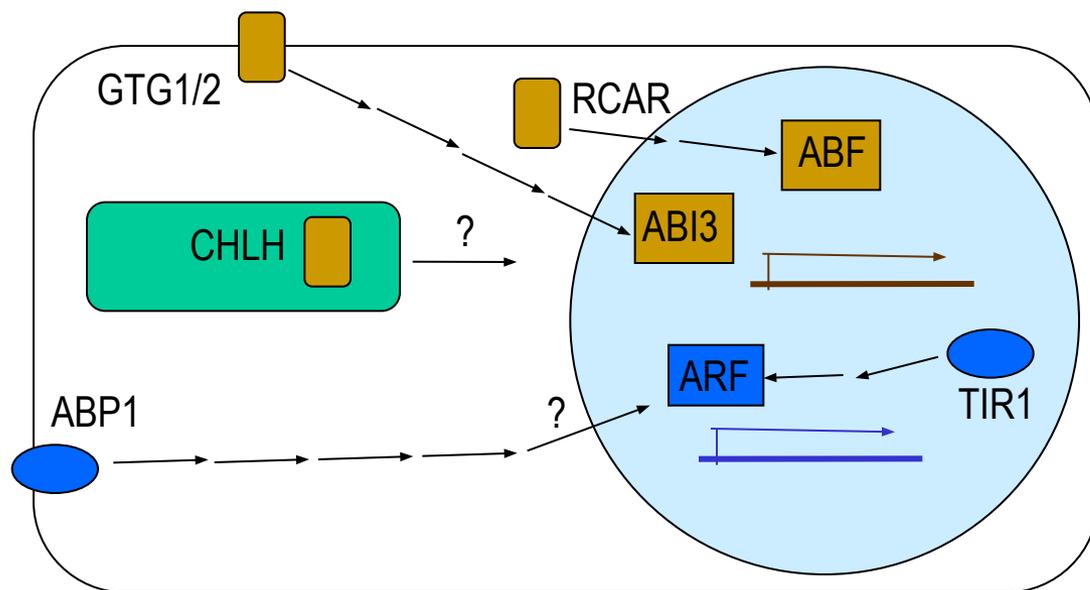
# Особенность растений:

**ИЗБЫТОЧНОСТЬ** компонентов пути передачи сигналов  
(смысл: работа пути при потере одного из компонентов )

1. На каждом этапе – семейство регуляторов: пример – рецепторы цитокининов



2. Несколько независимых путей передачи сигнала.



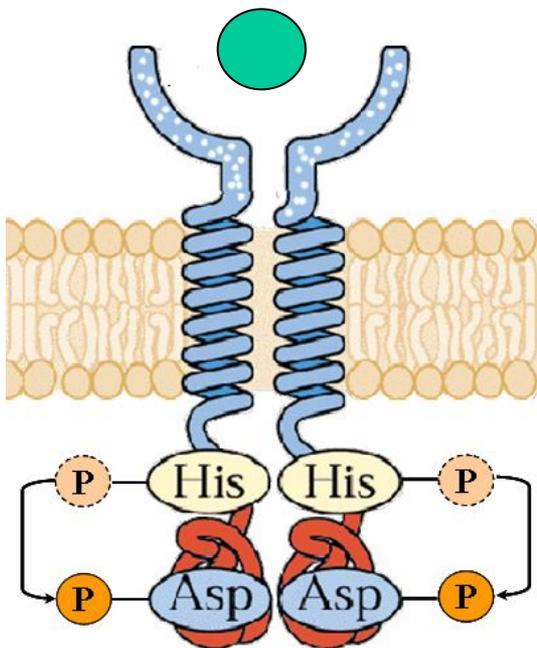
Пример - ответ на **ауксины** и **АБК**.

**Ауксины** – 2 рецептора:  
связанный с G-белками  
(плазмалемный) и компонент  
системы убиквитинирования  
(ядерный).

**АБК** - три рецептора: связанный с  
G-белками (плазмалемный),  
фермент метаболизма  
порфиринов (хлоропластный) и  
ингибитор фосфатаз  
(цитозольный)

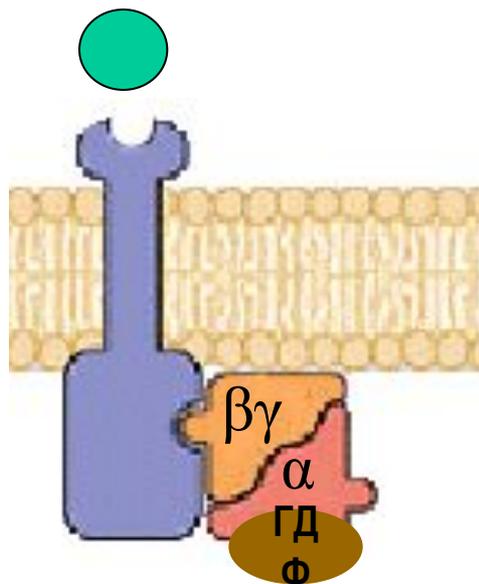
# Распространенные типы рецепторов растений

Рецепторные протеинкиназы



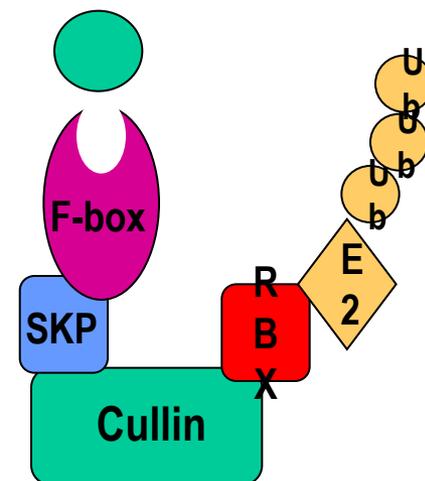
MAP-киназный каскад,  
Фосфопереносящие белки,  
Малые ГТФазы

Рецепторы, ассоциированные с G-белками



Фосфолипазы,  
Ca<sup>2+</sup> каналы,  
MAP-киназный каскад

Рецепторы, взаимодействующие с системой убиквитинирования

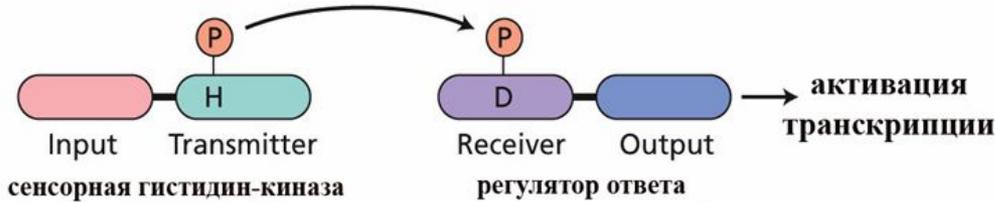


Репрессоры  
транскрипции

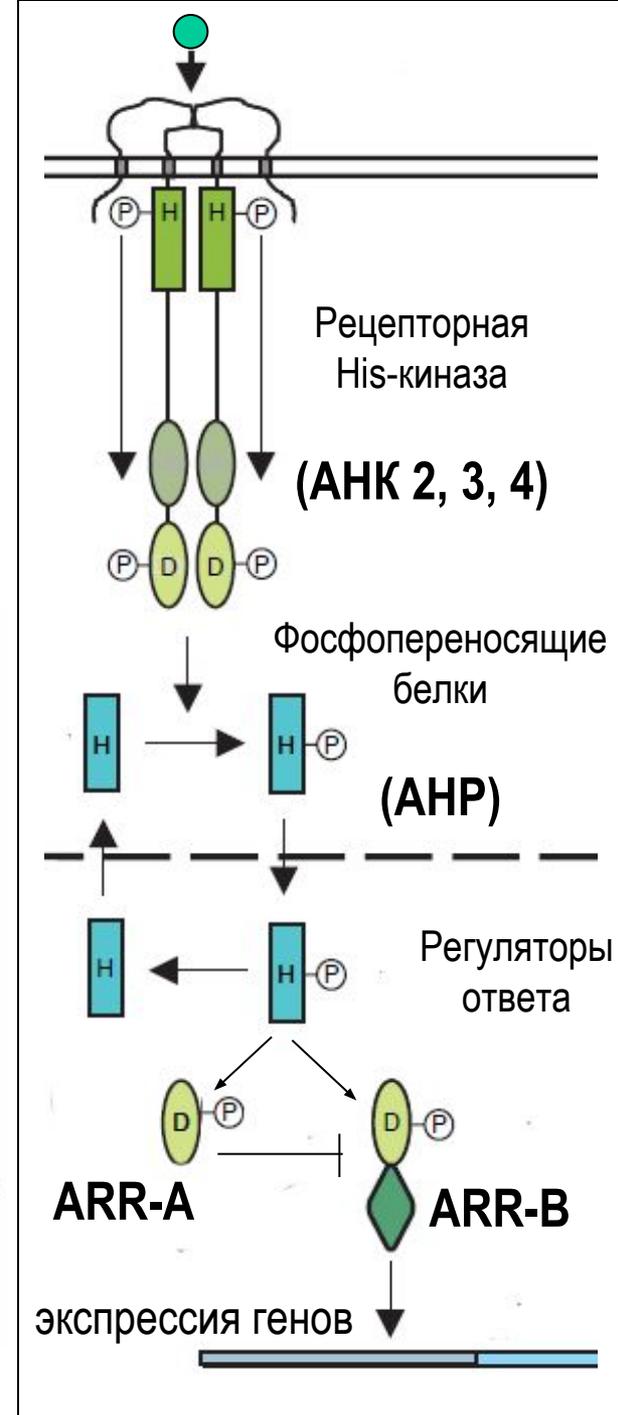
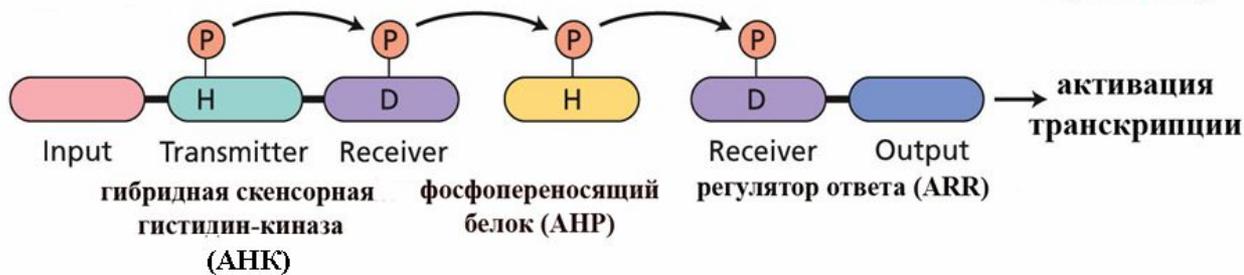
# Рецепторные His-киназы

- Трансмембранные рецепторы
- При связывании лиганда димеризуются
- Осуществляют автофосфорилирование по остатку His
- Затем передают фосфатную группу на остаток Asp белка-мишени
- Основа работы двухкомпонентных сигнальных систем
- Пример – рецепторы цитокининов

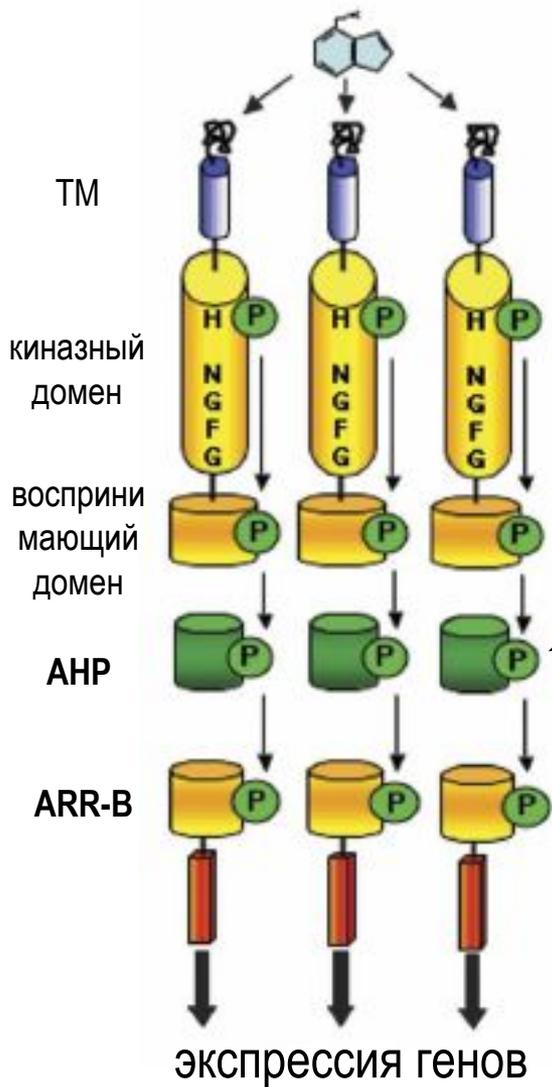
## Простая двухкомпонентная сигнальная система (бактерии)



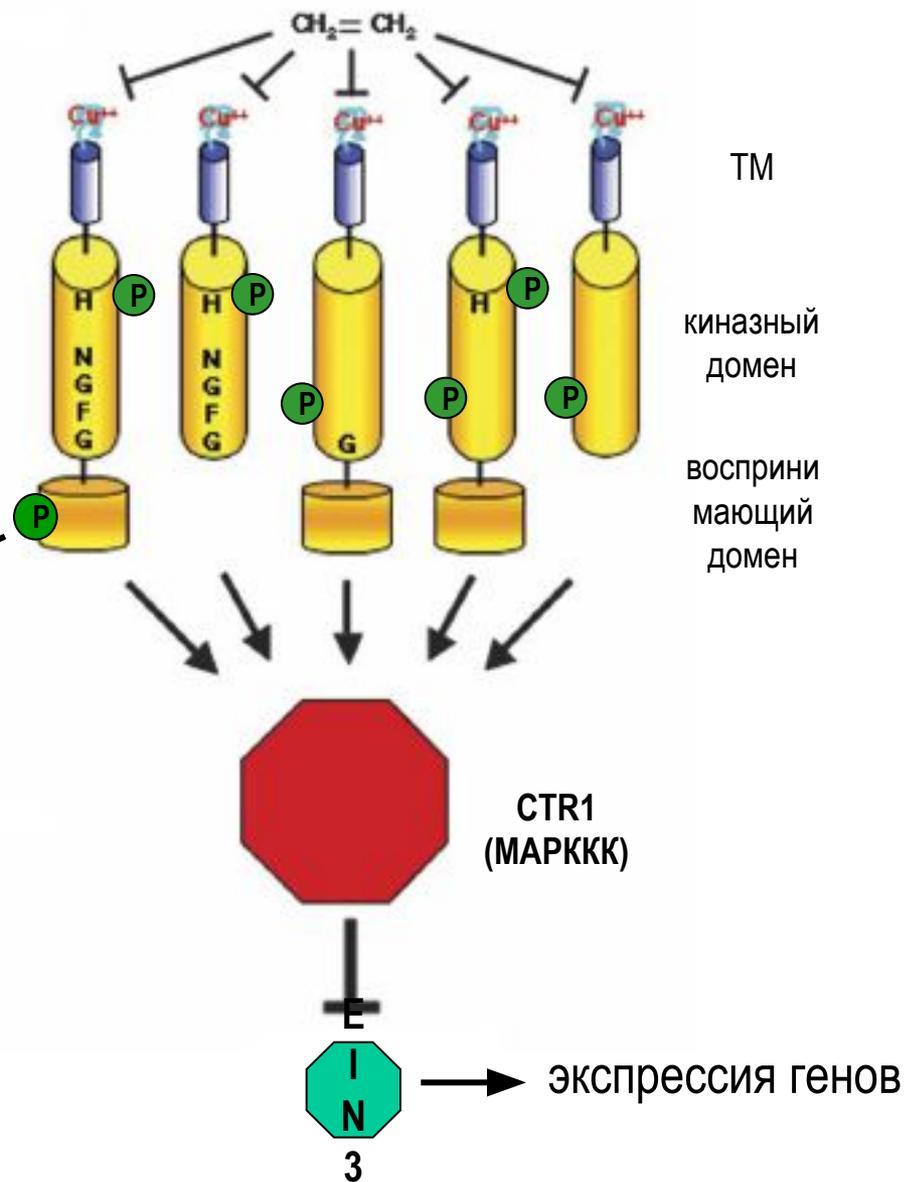
## Двухкомпонентная сигнальная система, организованная по принципу фосфореле (растения)



## Передача сигнала цитокининов



## Передача сигнала этилена

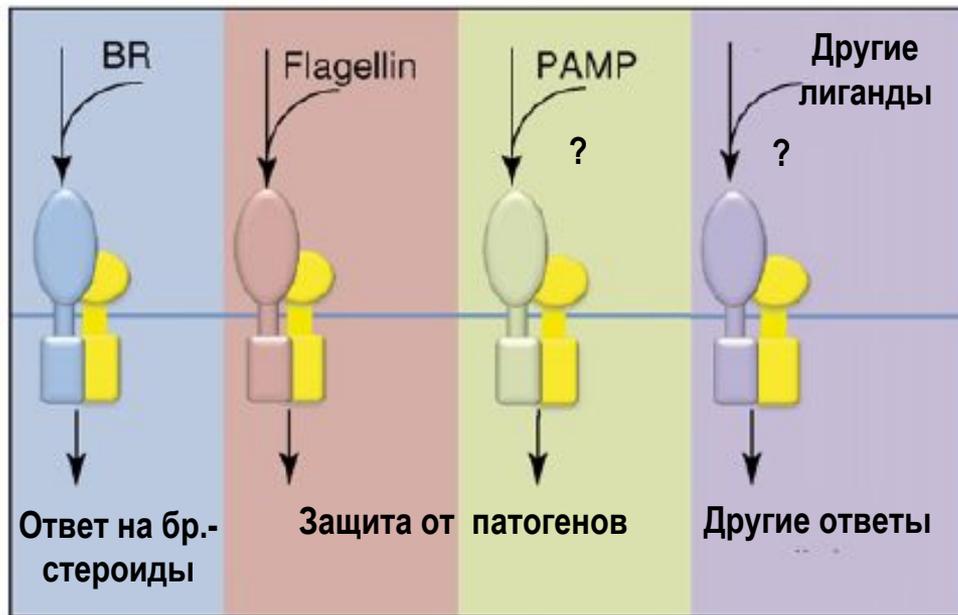
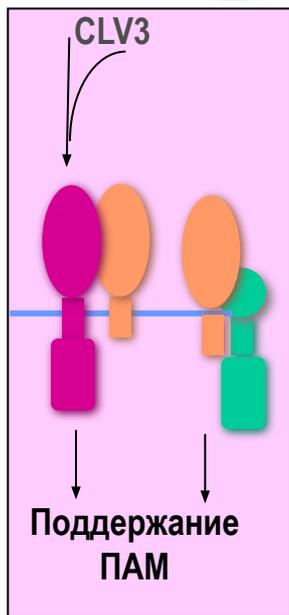
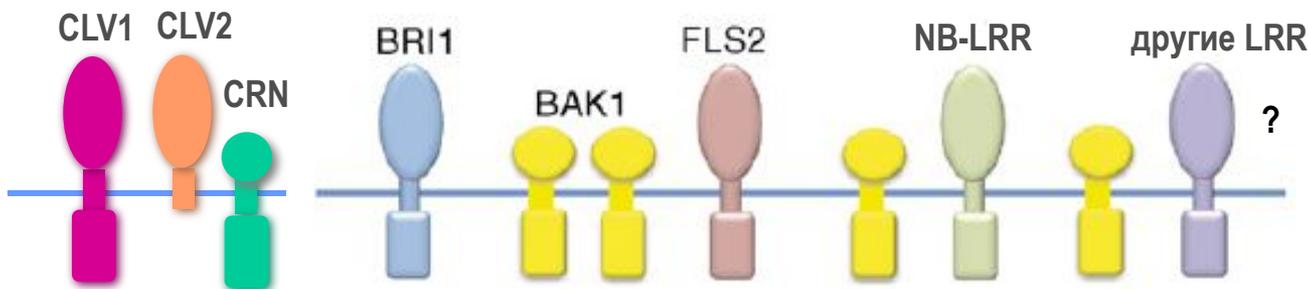
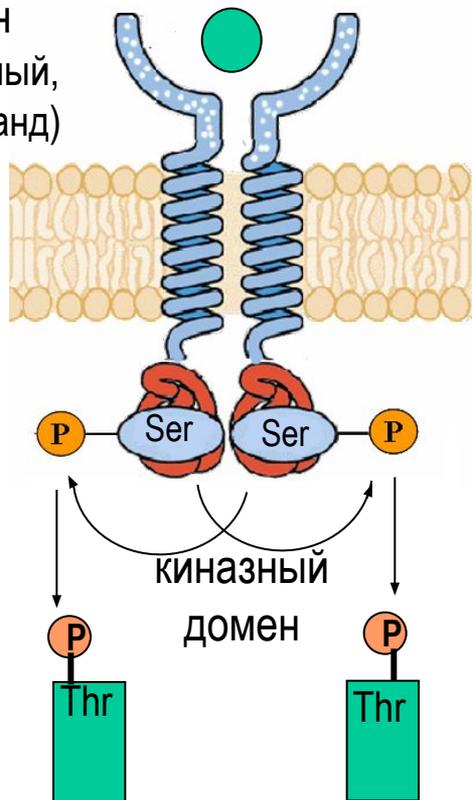


# Рецепторные Ser/Thr протеинкиназы

- Для рецепции образуют гетеродимеры
- При связывании лиганда автофосфорилируются по остаткам Ser
- Фосфорилируют белки-мишени по остаткам Thr

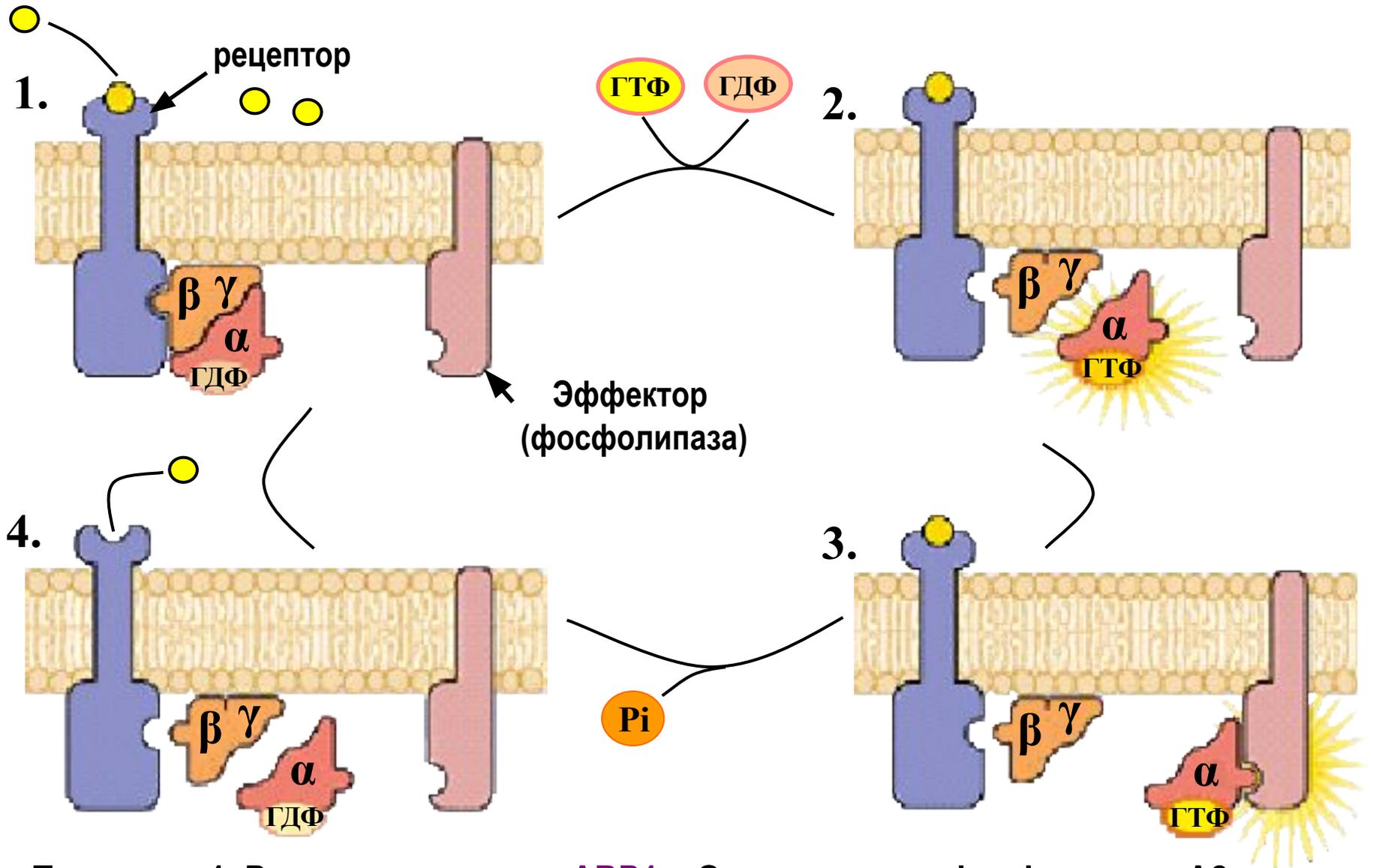
LRR домен  
(экстраклеточный,  
связывает лиганд)

TM  
домен



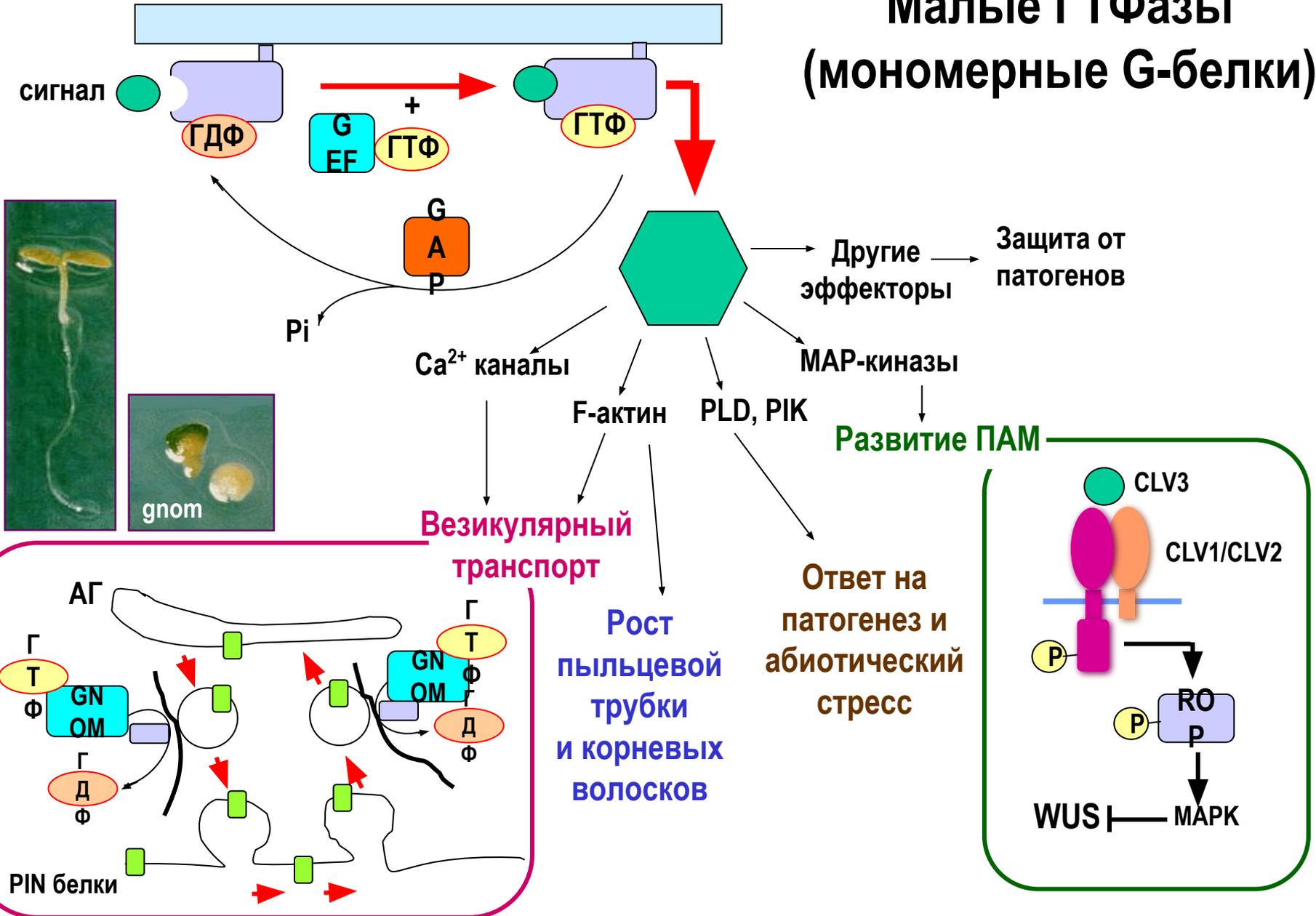


# Рецепторы, ассоциированные с G-белками



- Примеры: 1. Рецептор ауксинов **ABP1** –  $G\alpha$  активирует фосфолипазу A2  
2. Рецептор АБК **GTG1/2** – без помощи  $G\alpha$  активирует фосфолипазу D

# Малые ГТФазы (мономерные G-белки)

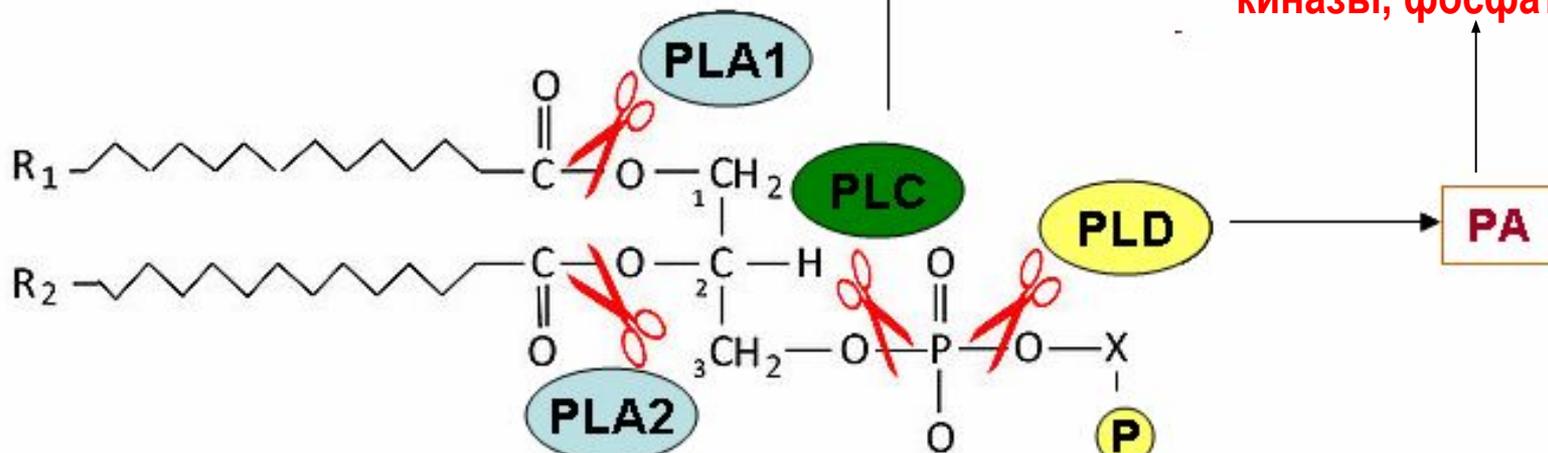


# Фосфолипазы – эффекторы гетеротримерных G-белков

**Ca<sup>2+</sup> каналы,  
Ca<sup>2+</sup> зависимые киназы**

**DAG** **Ins3P**

**транскрипционные факторы,  
киназы, фосфатазы**



**PA**

**PIK**

**PtdIns3P**

**Ca<sup>2+</sup> каналы,  
MAP-киназный каскад**

**LPL**

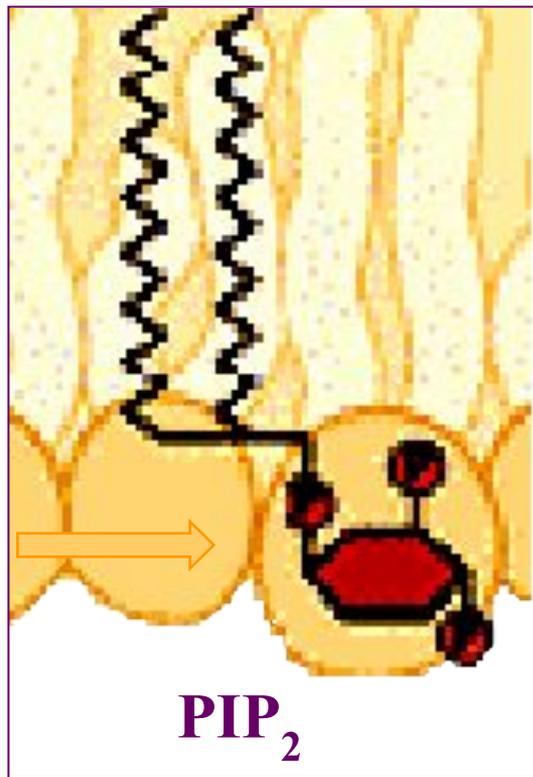
**жирные кислоты**

**жасмонаты**

**актиновые  
филаменты,  
протеинкиназы**

# Фосфолипаза С

- осуществляет гидролиз фосфатидилинозитол-4,5-бифосфата (PIP<sub>2</sub>)
- активируется при ответе на АБК и ауксины

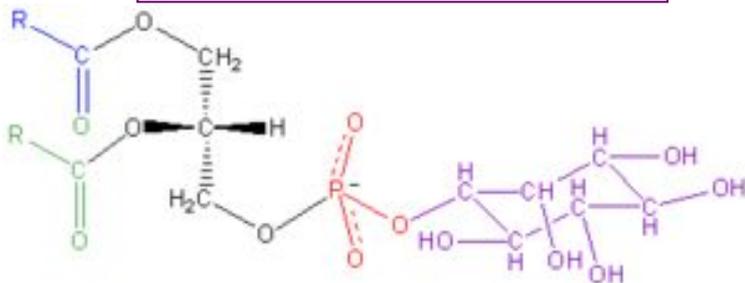


**1,2-диацилглицерол (DAG),  
остается в мембране**

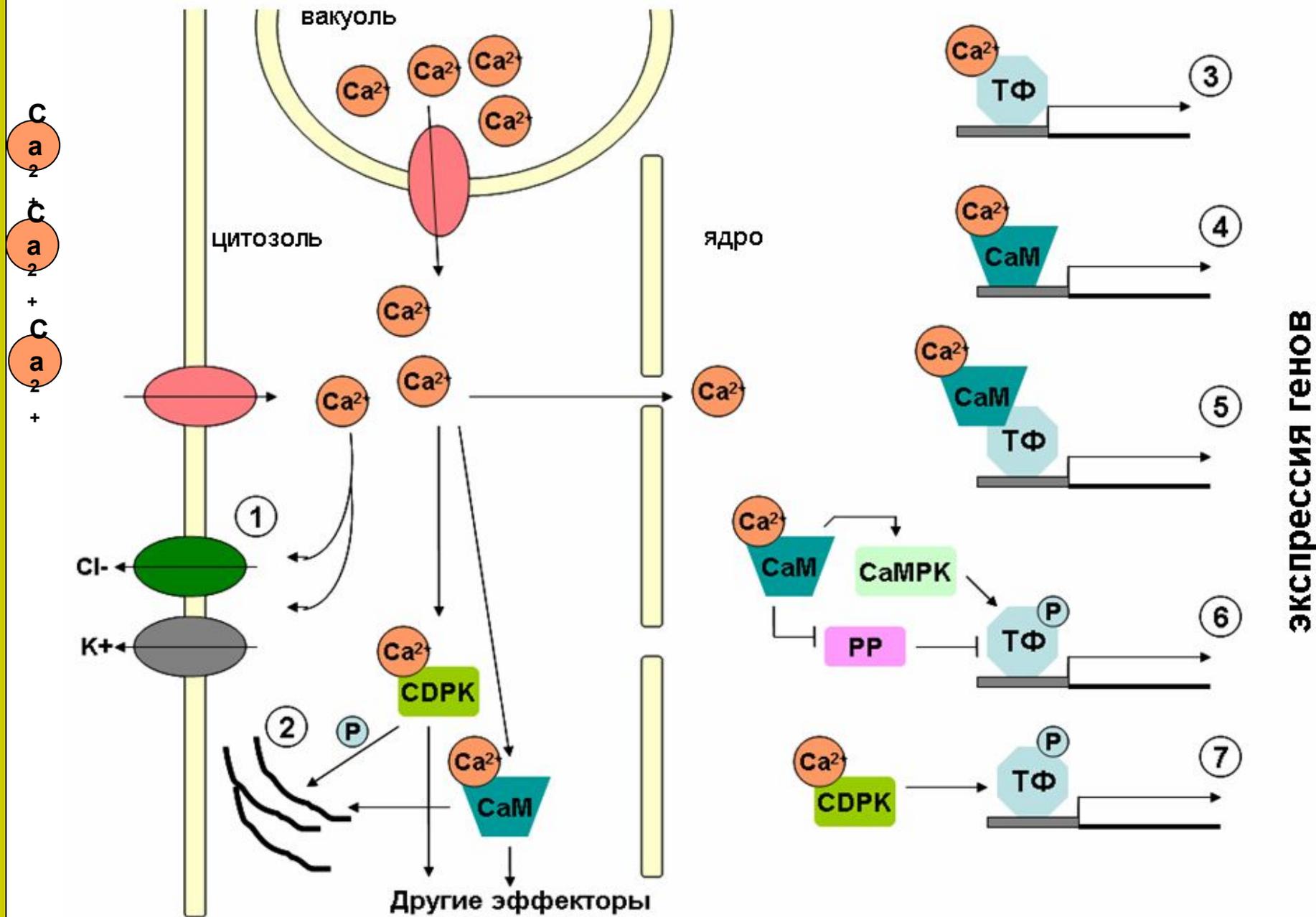
**Ca<sup>2+</sup>-зависимые ПК**

**Инозитол 1,4,5-трифосфат (IP<sub>3</sub>),  
уходит в цитоплазму**

**Ca<sup>2+</sup> каналы**

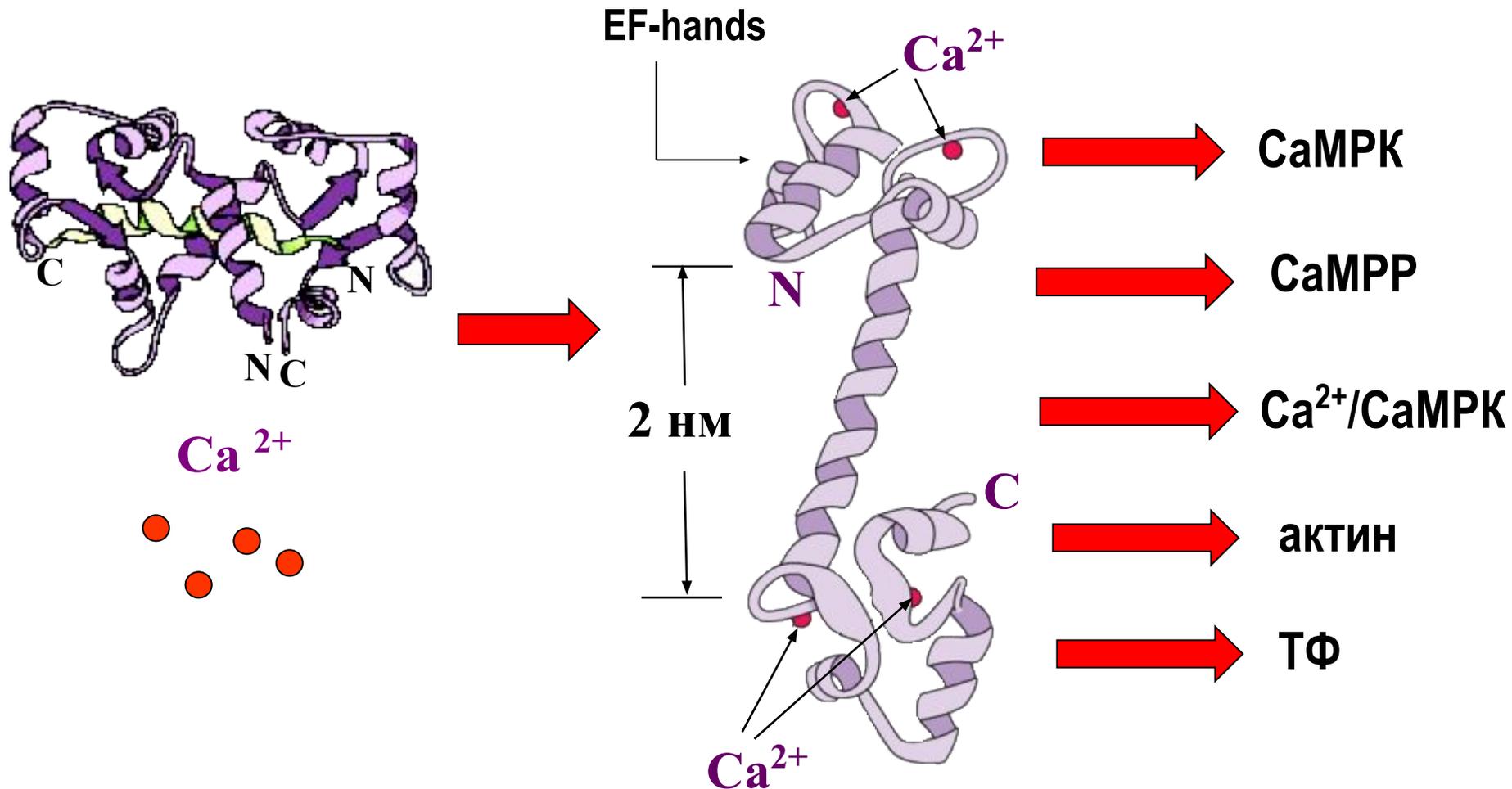


# Ca<sup>2+</sup> каналы – эффекторы липидных вторичных мессенджеров



# Кальмодулин – наиболее распространенный сенсор ионов $\text{Ca}^{2+}$

- состоит из 148 аминокислот и содержит 4 сайта связывания ионов  $\text{Ca}^{2+}$
- не имеет ферментативной активности
- после связывания с  $\text{Ca}^{2+}$  меняет конформацию и способен активировать (инактивировать) другие белки



# Система убиквитинирования белков:

1. Убиквитин-активирующий фермент (E1)
2. Убиквитин-связывающий фермент (E2)
3. Убиквитин-лигаза (E3) – присоединяет убиквитин к белку-мишени

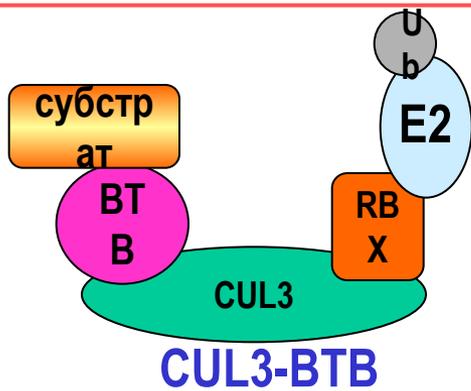
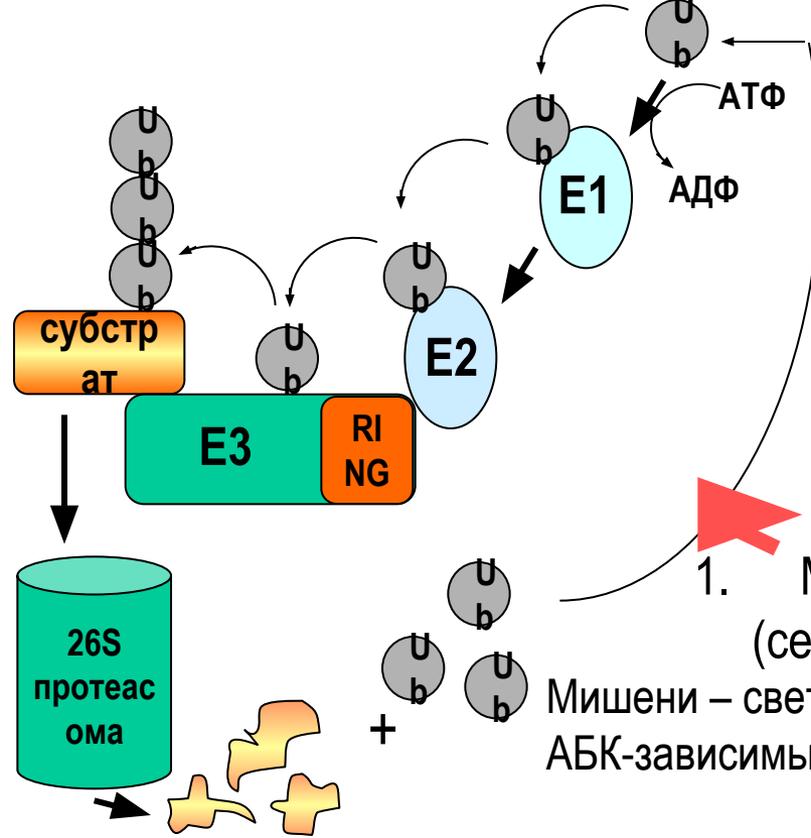
## Убиквитин-лигазы растений:

1. Мономерные (семейство RING)

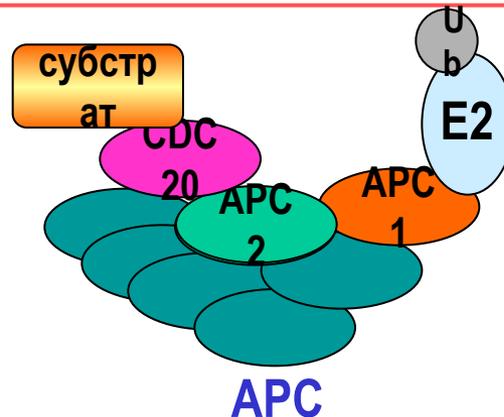
Мишени – светозависимые и АБК-зависимые ТФ

2. Мультимерные (семейства BTB, SCF, APC)

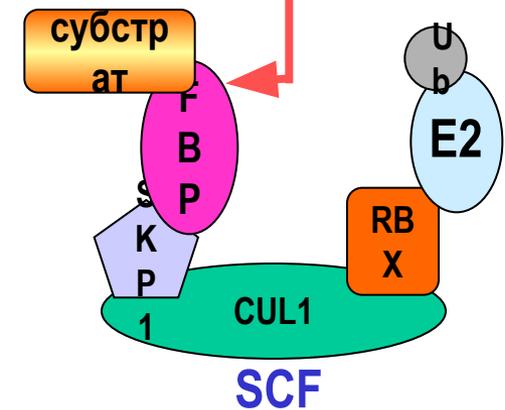
1. Рецептор ауксинов TIR1 – один из FBP
2. Рецептор гиббереллинов GID1 взаимодействует с FBP



Мишени – ферменты биосинтеза этилена



Мишени - циклины



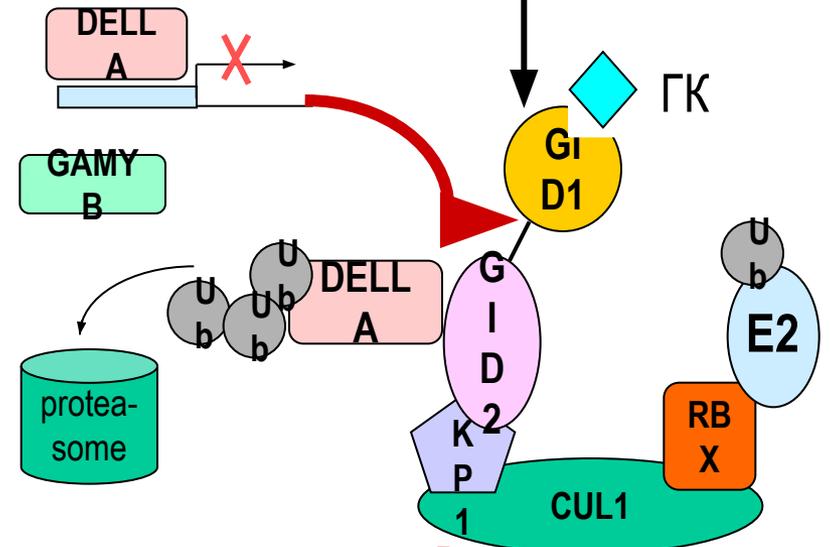
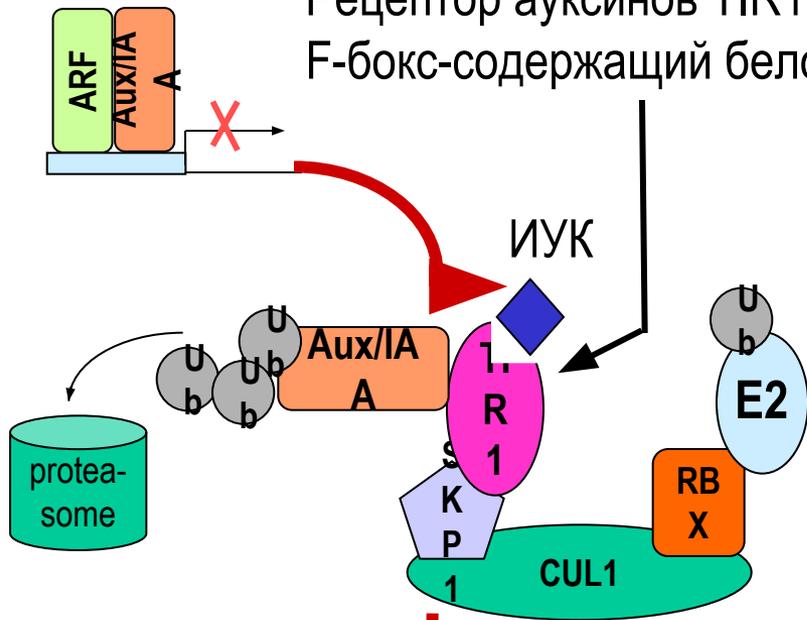
Мишени – ТФ, контролирующие ответ на ауксины, гиббереллин, этилен

# Рецепторы ауксина и гиббереллинов – компоненты убиквитин-лигазных комплексов SCF

Убиквитинирование и протеолиз транскрипционных репрессоров

Рецептор ауксинов TIR1 – F-бокс-содержащий белок

Рецептор гиббереллинов GID1 взаимодействует с F-бокс-содержащим белком GID2



**SCF<sup>TIR1</sup>** - рецепция ауксинов

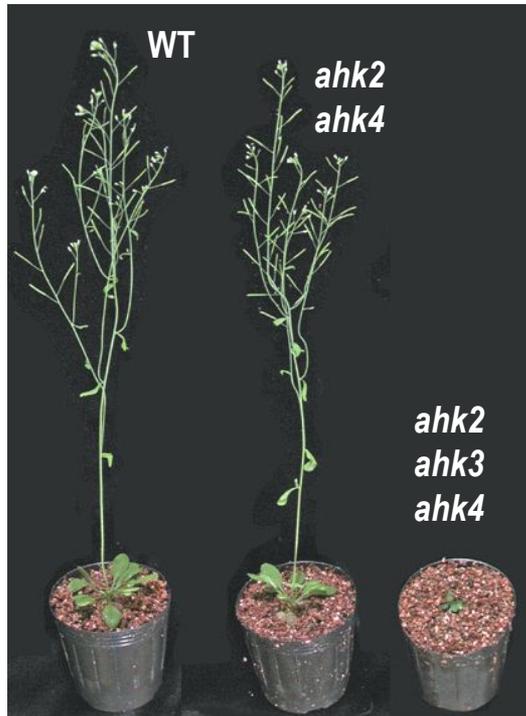
**SCF<sup>GID1</sup>** - рецепция гиббереллинов

рецепция → передача сигнала → **экспрессия генов** → развитие

Для растений характерна **избыточность** компонентов сигнальных путей (на каждом этапе – семейство близких белков)



изменения морфогенеза только у множественных мутантов



Самое «узкое место»: как правило, нет избыточности.

Гены, кодирующие регуляторы экспрессии генов (обычно – ТФ) = **master genes**

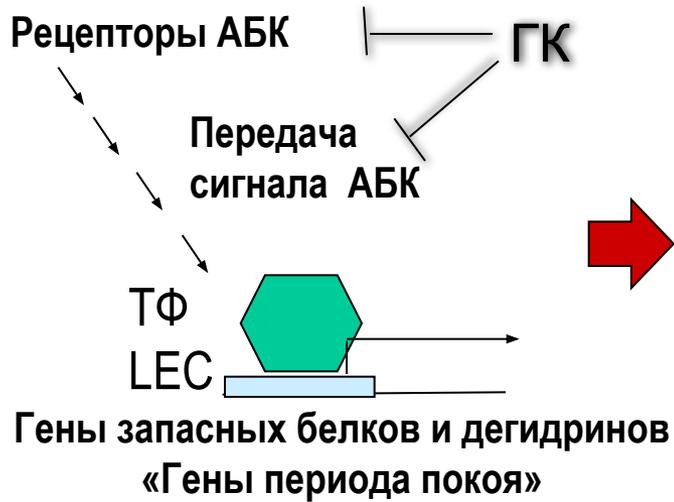


мутации по генам, кодирующим ТФ □ «выпадение» какой-либо программы развития



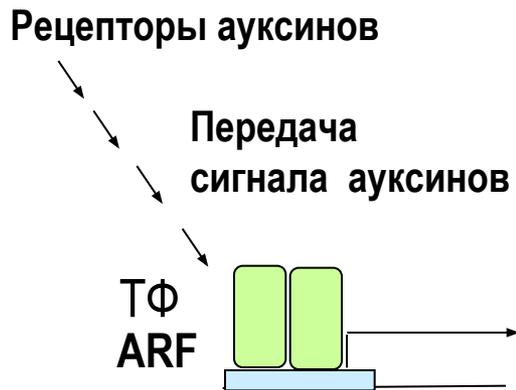
**Функции генов-мишеней ТФ не всегда известны !**

# Многие ТФ - центральные регуляторы программ развития - напрямую контролируются фитогормонами



Созревание зародыша,  
Период покоя семян

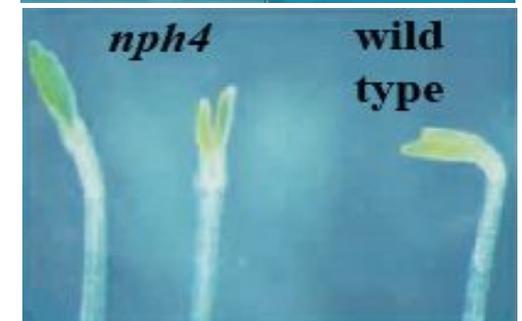
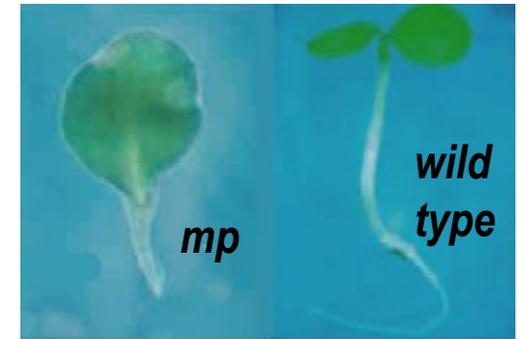
*abi3/vp12*



Другие программы

MP/ARF5 –  
формирование  
первичного корня

NPH4/ARF7 –  
фототропизм



# ТФ с гомеодоменами (семейство TALE)

## WOX

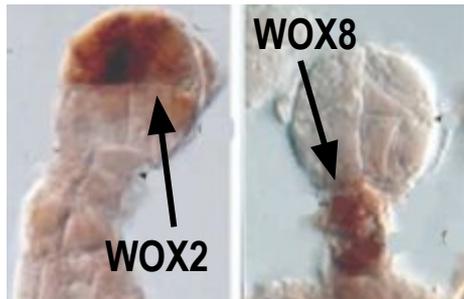
**вышележащие регуляторы:**

1). система CLV (для ТФ WUS) 2). ???

**мишени:** 1). гены репрессоров ответа на цитокинины (для ТФ WUS) 2). ???

**программы развития:**

1). Идентичность зародыша и суспензора (WOX2 и WOX8)



1). Идентичность ПАМ и КАМ (WUS и WOX5)



## KNOX

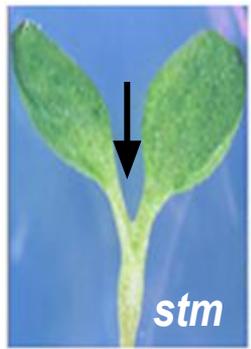
**вышележащие регуляторы:** ???

**мишени:** 1). гены биосинтеза ЦК и ГК, 2). ???

**программы развития:**

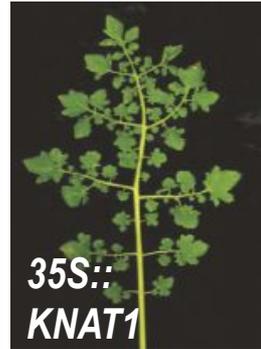
1). Развитие

ПАМ



2). Развитие сложного

листа



## HD-ZIP III

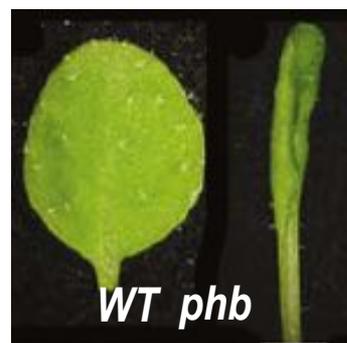
**вышележащие регуляторы:** ???

**мишени:** 1). гены ТФ KANADY (антагонисты HD-ZIP III) 2). гены PIN (регулируют транспорт ауксинов)

**программы**

**развития:**

идентичность адаксиальной стороны листа



ТФ с MADS доменом

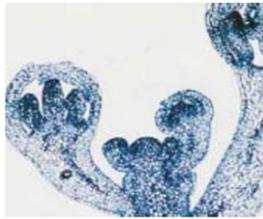
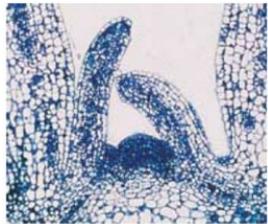
**SOC1, FLC, CAL**

вышележащие регуляторы:

1). ТФ FT 2). Белки FCA и FY  
2). комплекс VRN

мишени: ген ТФ LFY

программы развития: развитие флоральной меристемы

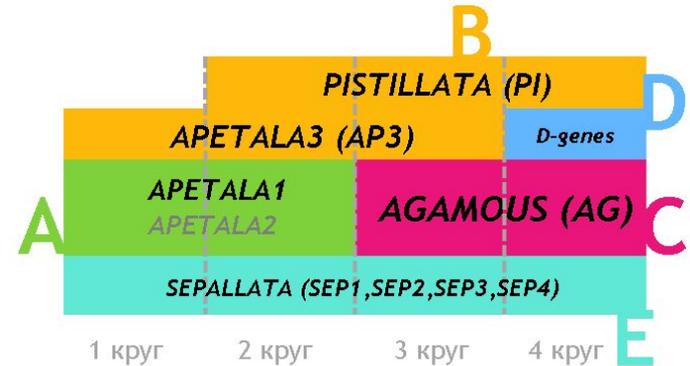


**AP1, AP3, PI, AG, SEP1,2,3**

вышележащие регуляторы: 1). ТФ LFY 2). ???

мишени: 1). ???

программы развития: развитие органов цветка



**PHERES**

вышележащие регуляторы:

1). комплекс FIS 2). ???

мишени: ???

программы развития: развитие эндосперма



ТФ с GRAS доменом



**DELLA** (репрессоры транскрипции)

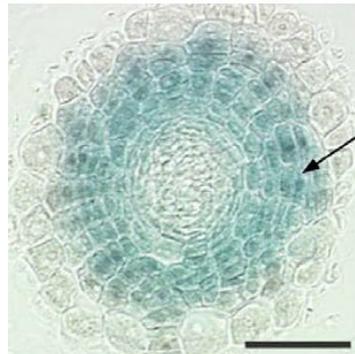
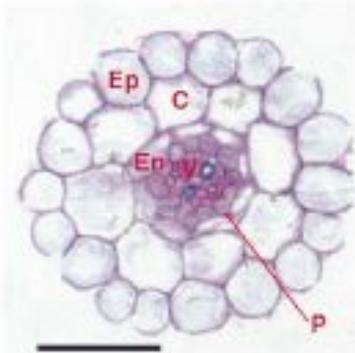
## SHORTROOT, SCARECROW

**вышележащие регуляторы:** ???

**мишени:** 1). Ген ТФ WOX5 2). ???

**программы развития:**

1). Формирование радиальной структуры корня 2). Формирование КАМ



**вышележащие регуляторы:** сигнальный путь гиббереллинов

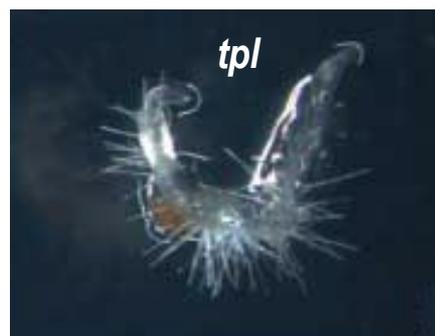
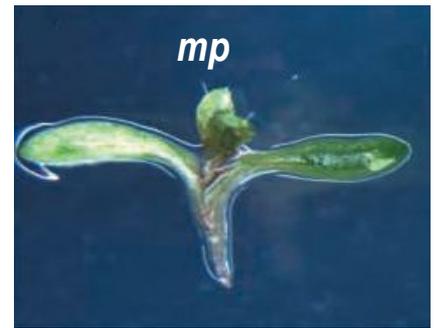
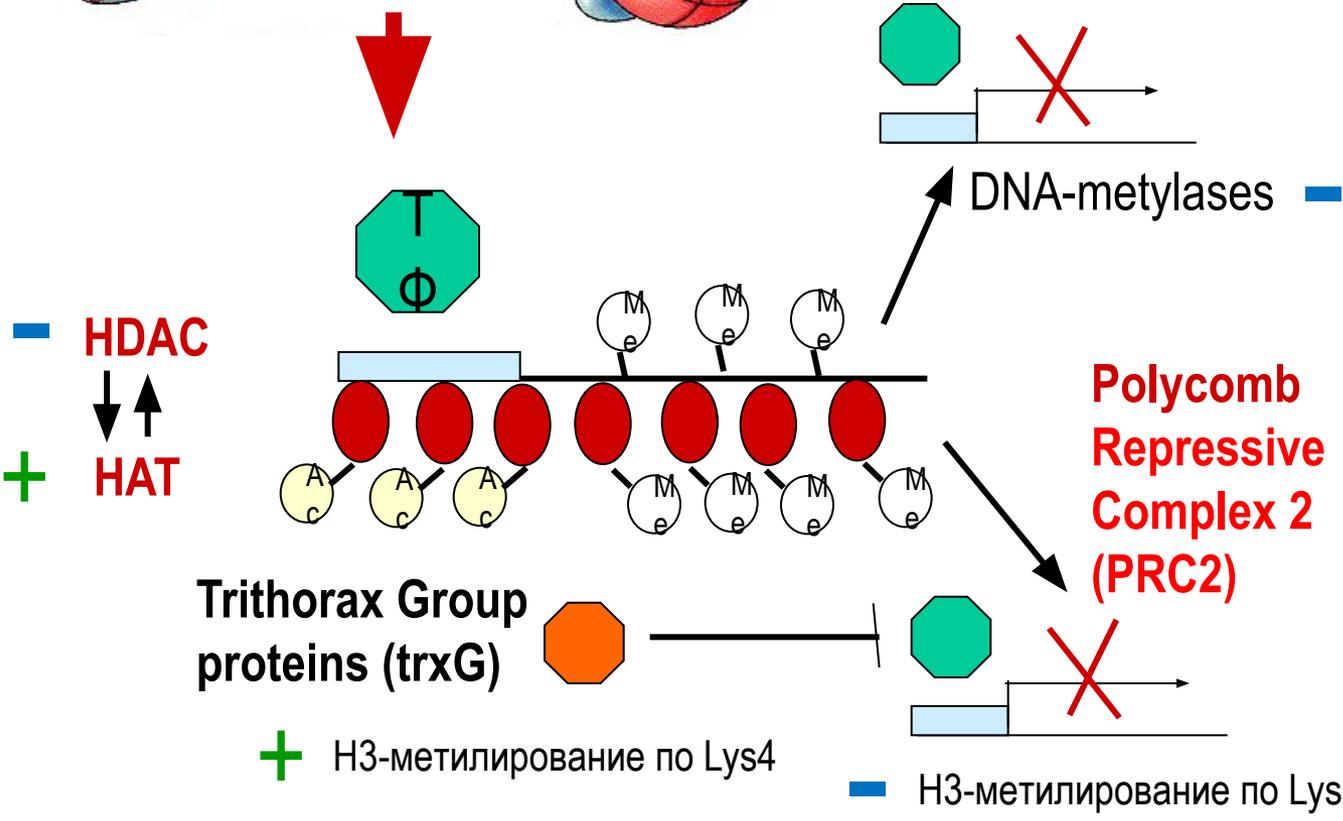
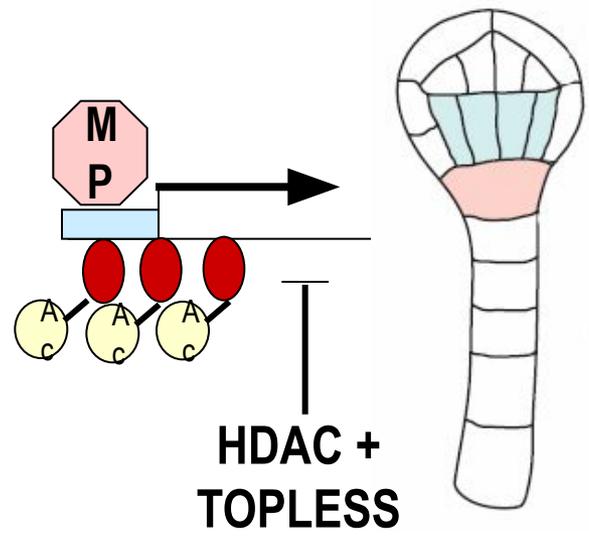
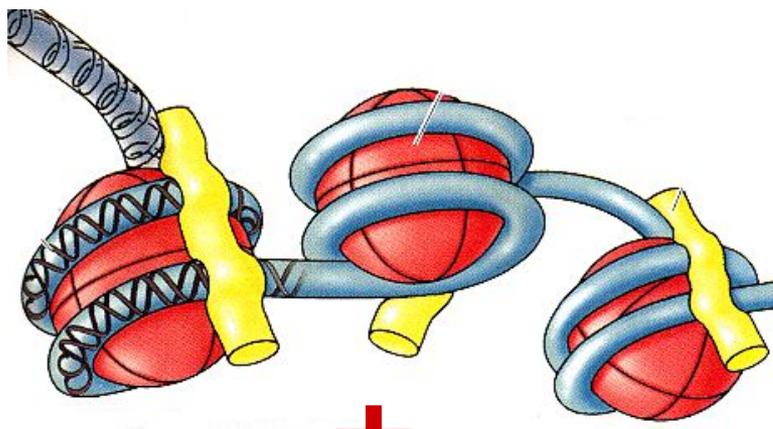
**мишени:** 1). гены  $\alpha$  амилаз 2). гены экспансинов 3). ген ТФ LFY

**программы развития:**

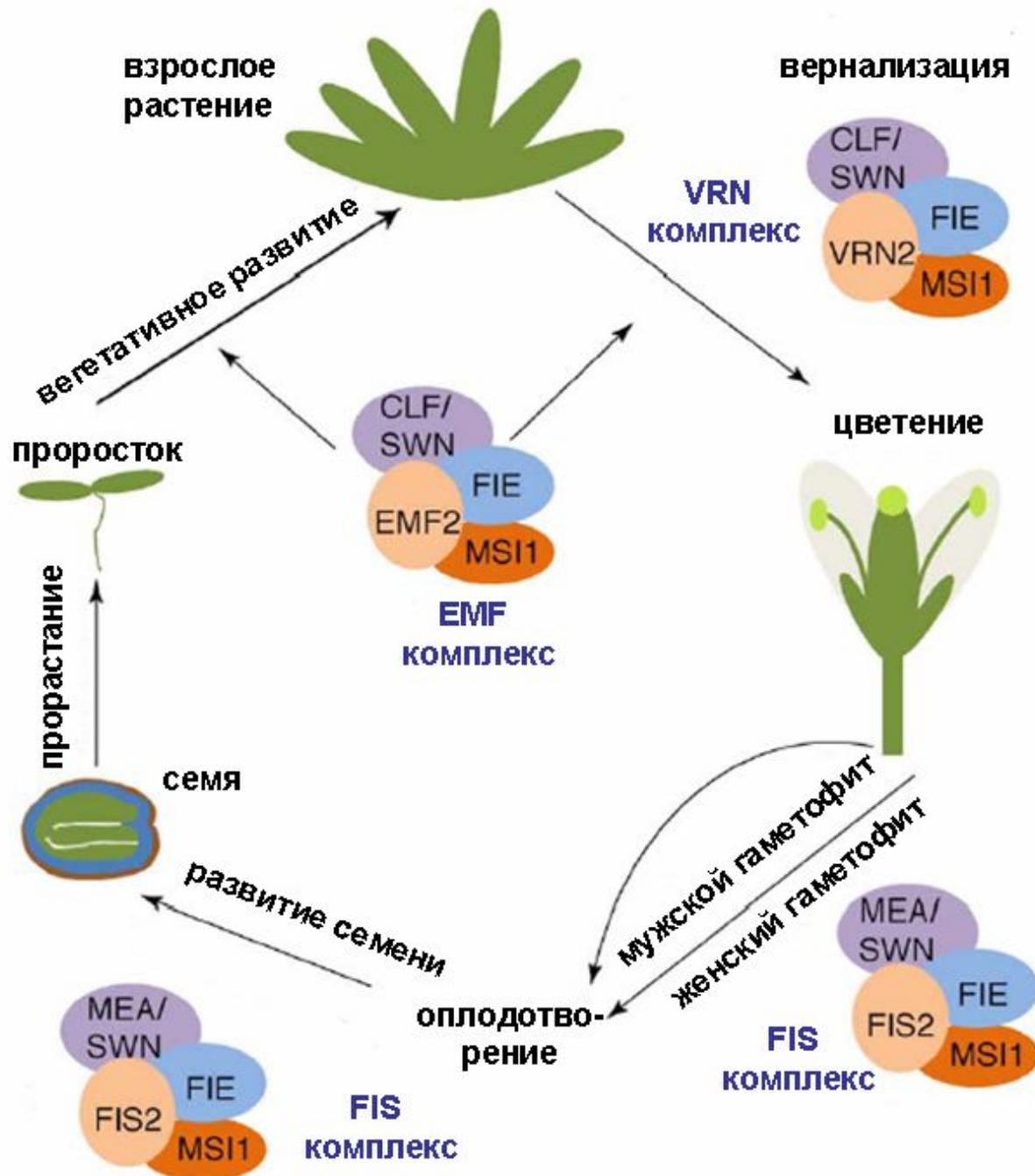
1). Проращивание семян 2). Рост стебля и листьев в длину 3). Формирование флоральной меристемы



# Факторы, влияющие на структуру хроматина (chromatin remodeling factors)



# Гистон-метилазные комплексы Polycomb PRC2 в развитии растений

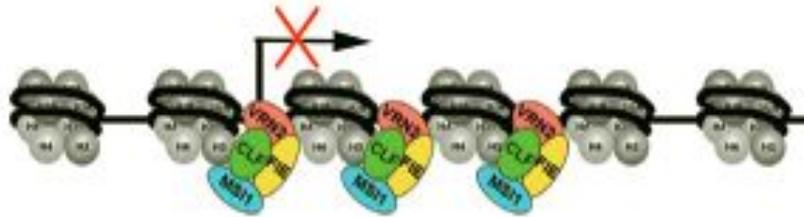


Субъединицы PRC2 растений:

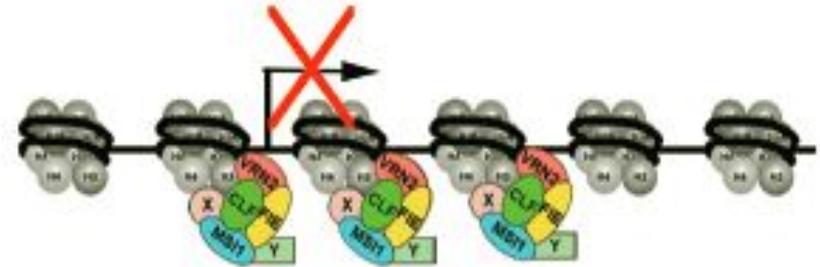
- гомологи E(z)
- гомологи Su(z)
- гомологи Esc
- гомологи Nurf

# Взаимодействие комплекса PRC2 с другими белками

(a) core PRC2 repression



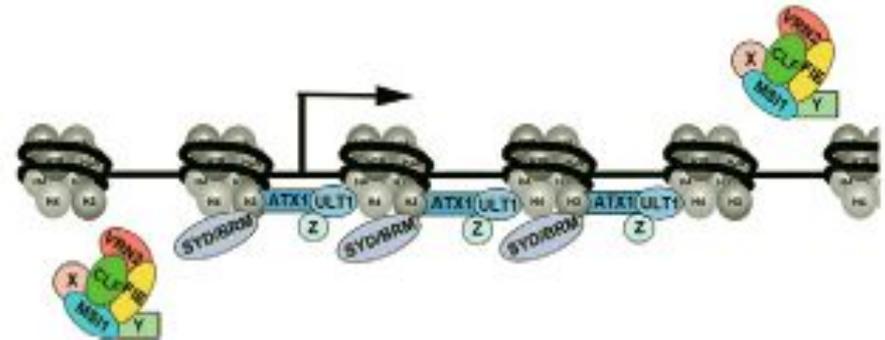
(b) co-factors enhance PRC2 repression



(c) PRC2 repression stabilized by PPRC1



(d) PRC2 repression counteracted by trxG



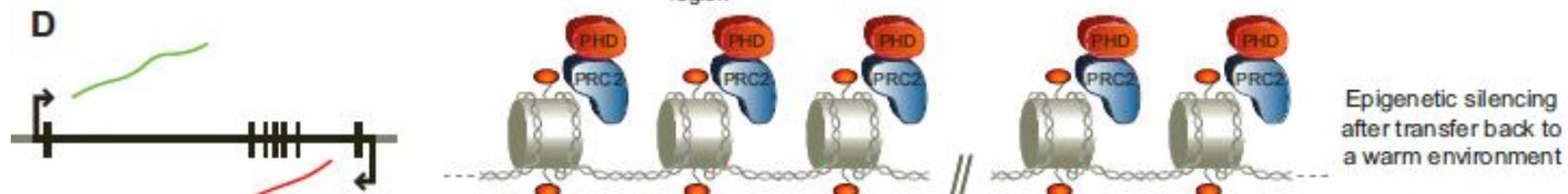
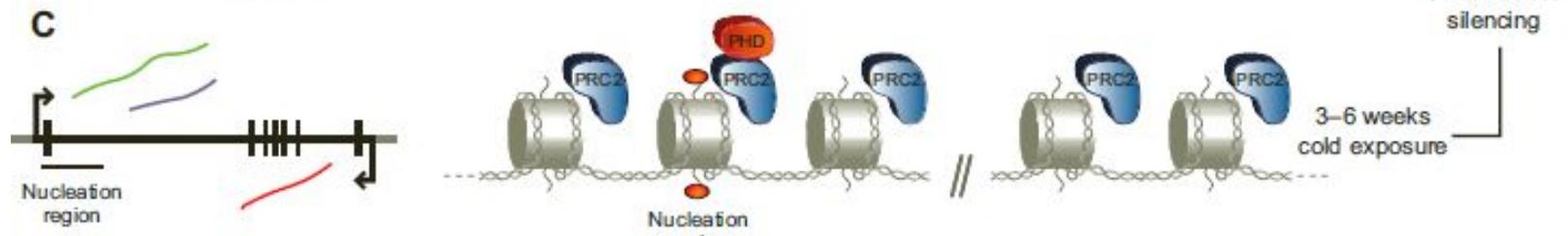
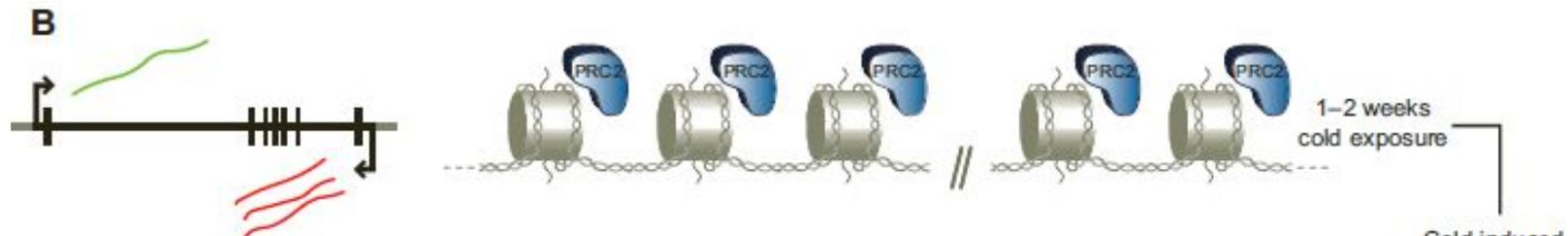
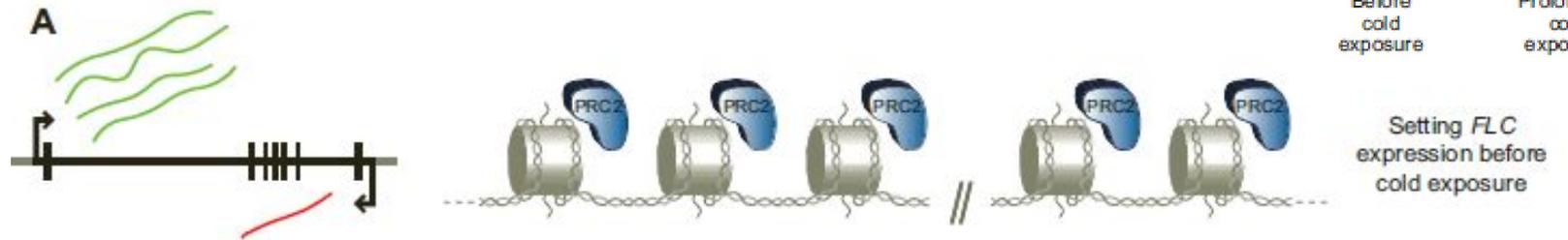
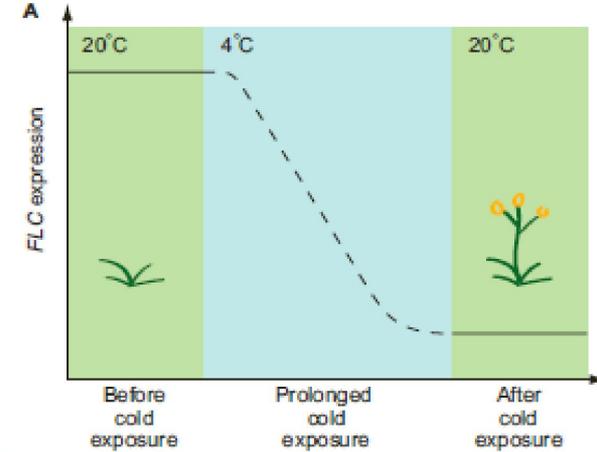
(a) – только PRC2 комплекс □ неполное подавление экспрессии

(b) – присоединение белков-кофакторов □ полное подавление экспрессии

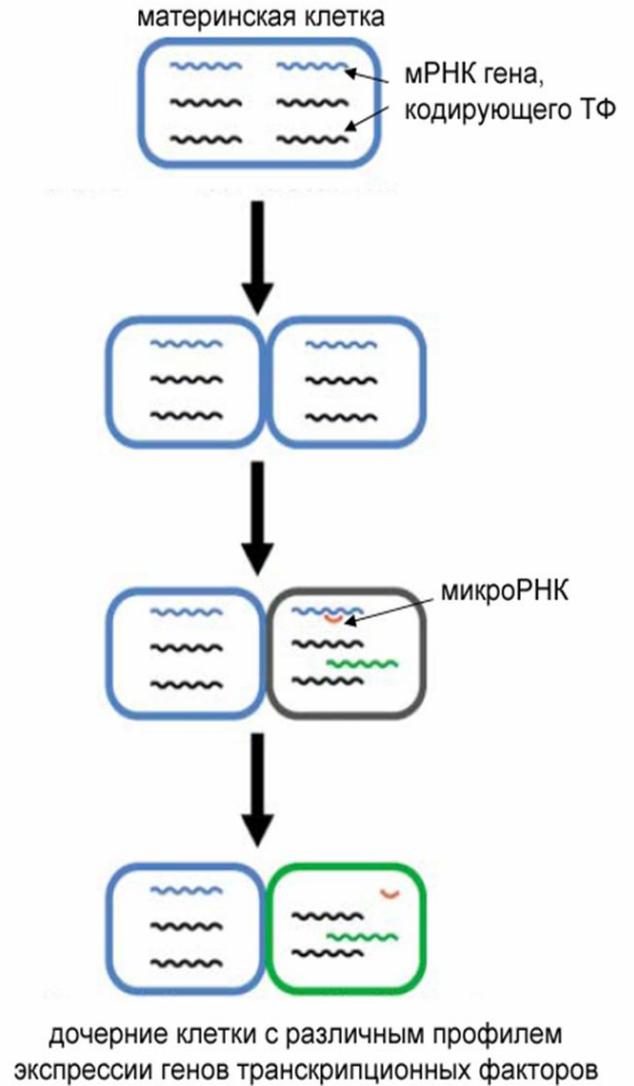
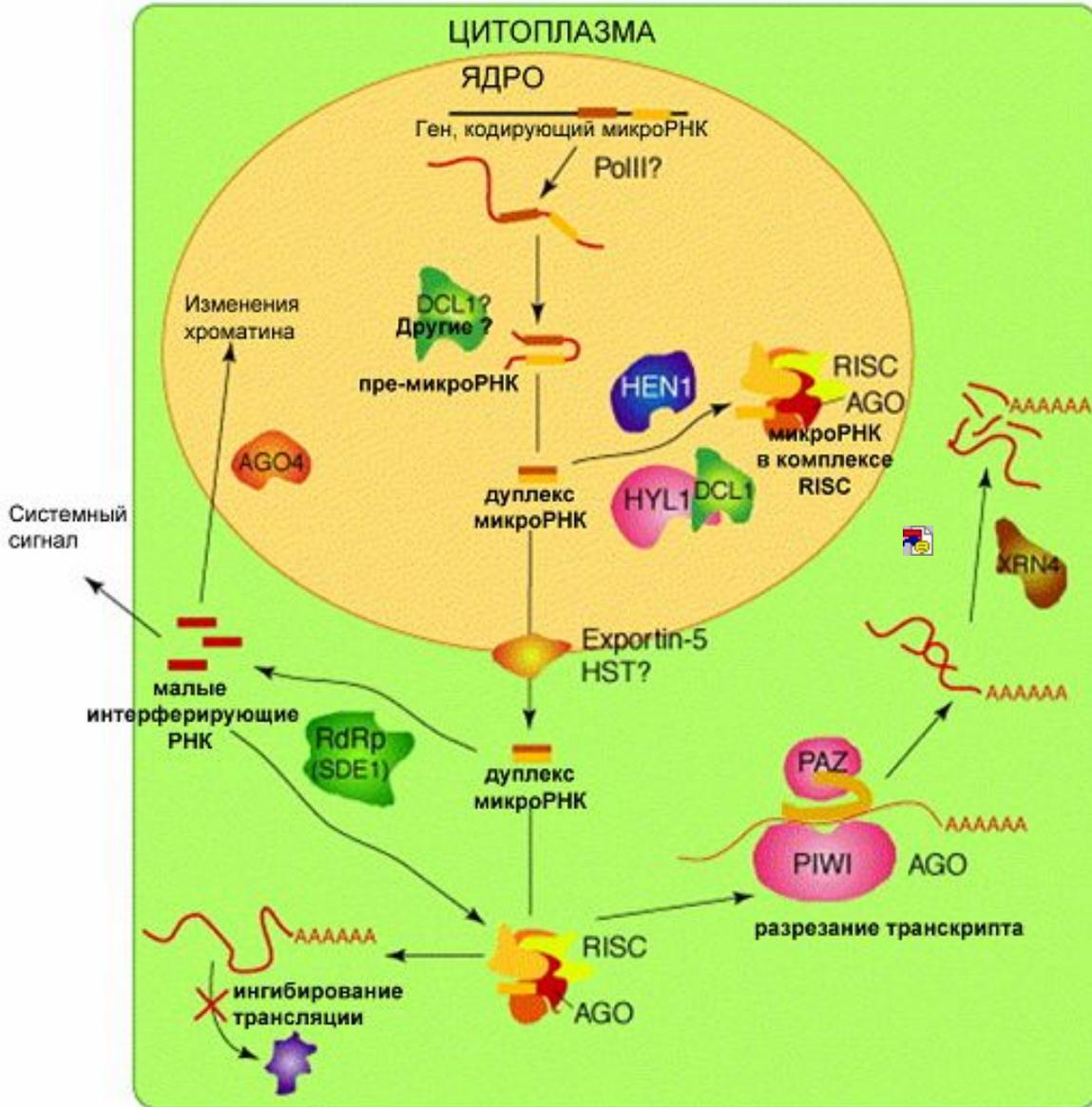
(c) – присоединение комплекса PRC1 □ стабилизация подавления экспрессии

(d) – присоединение комплекса trxG □ снятие репрессии

# Работа PRC2 комплекса VRN лежит в основе явления вернализации



# МикроРНК в регуляции экспрессии генов растений



# Пример: роль микроРНК в развитии листа

