

Генетика развития растений

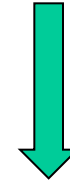
Развитие =
рост + дифференцировка

Развитие клетки,
ткани, органа
(морфогенез)



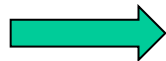
Особенность растений:

Прикрепленный образ жизни



1. Морфогенез регулируется факторами внешней среды
2. Избыточность генома

внешние факторы



внутренние факторы (фитогормоны)

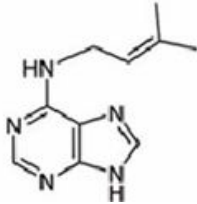


экспрессия генов



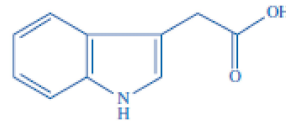
развитие

производные
аденина

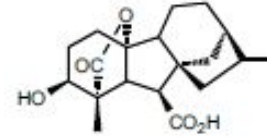


ЦИТОКИНИНЫ

производные
триптофана

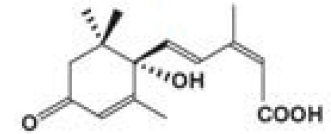


ауксины



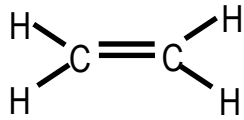
гиббереллины

терпеноиды



**абсцизовая
кислота (АБК)**

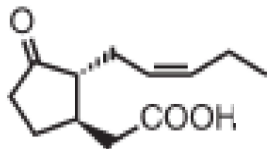
газообразный
углеводород



этилен

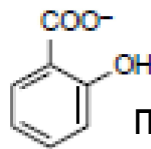
Фитогормоны

жасмонаты



ОКСИЛИПИНЫ

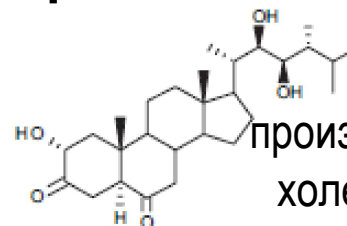
салициловая



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

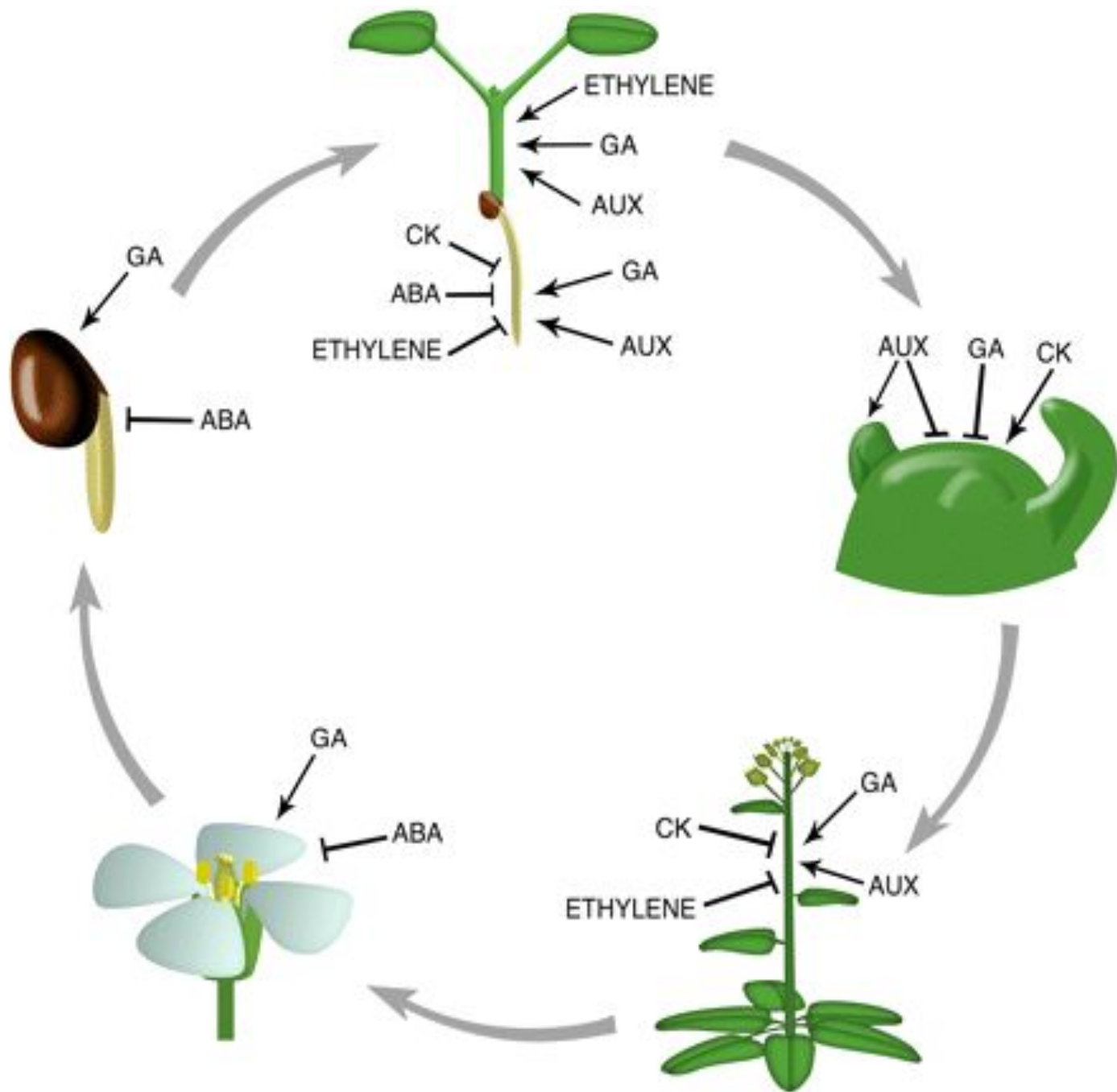
дефицит воды,
снижение
концентрации
гиббереллинов,
цитокининов и
ауксинов



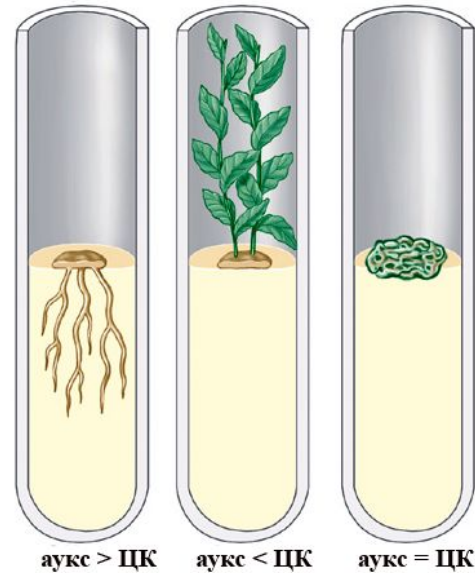
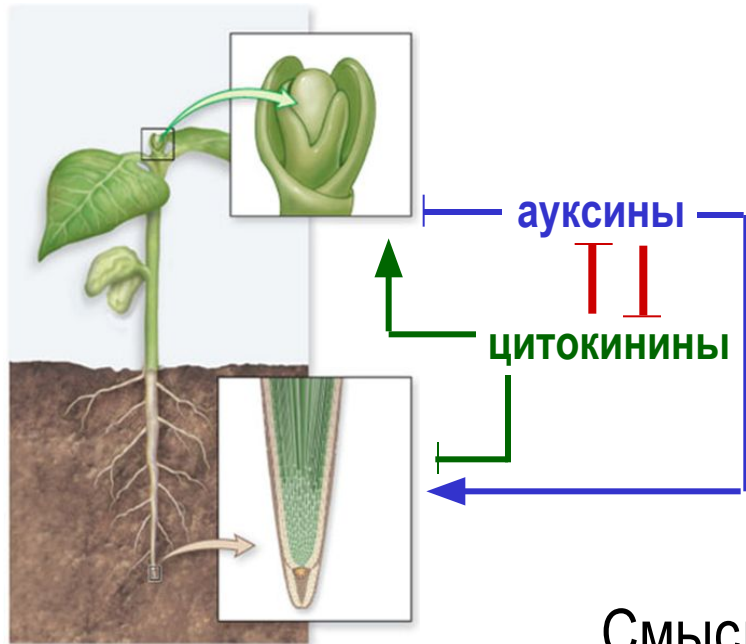
АБК
(«гормон покоя»)



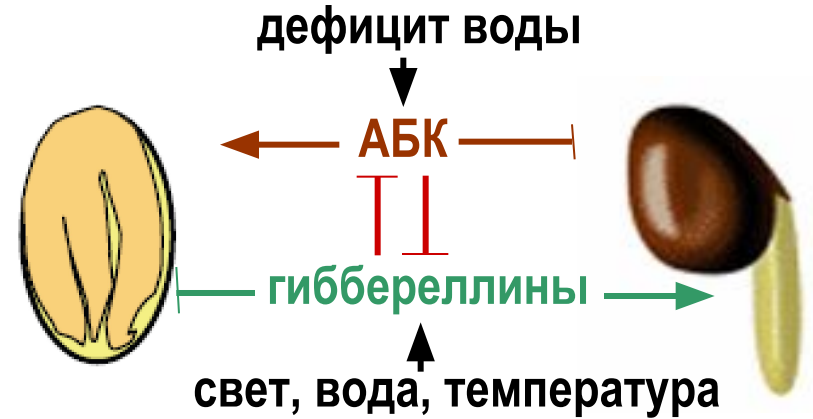
защитные
реакции,
ингибирование
вегетативного
развития



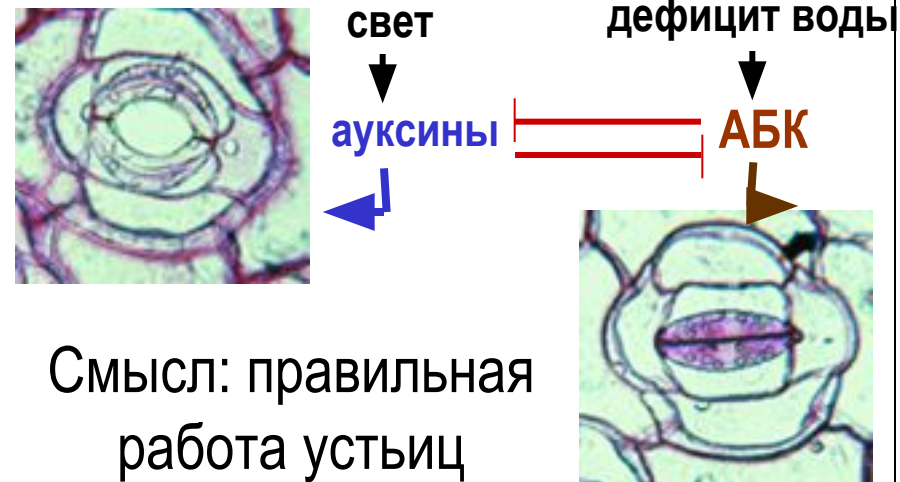
Фитогормоны-антагонисты



Смысл:
«архитектура»
растения
(развитие
побеговой и
корневой систем)



Смысл: прорастание семян
только в подходящих условиях



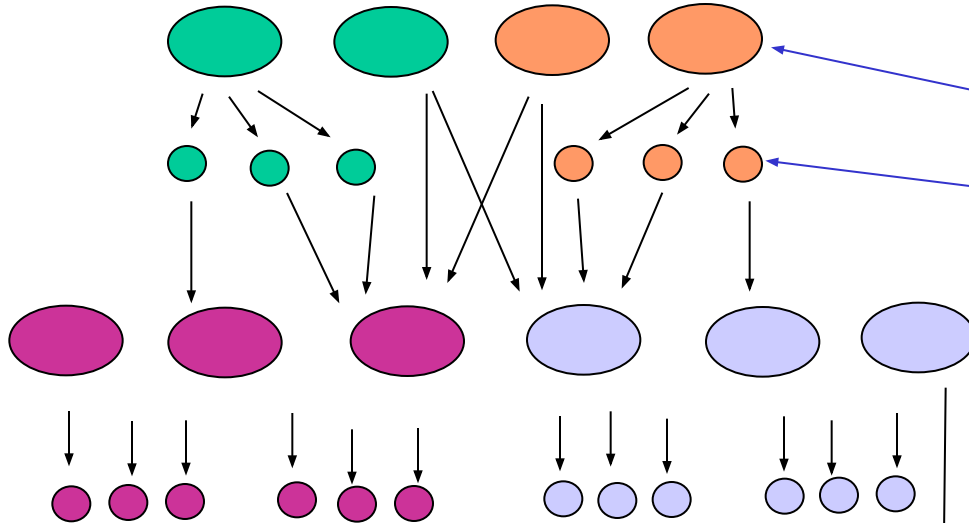
Смысл: правильная
работа устьиц

Рецепция

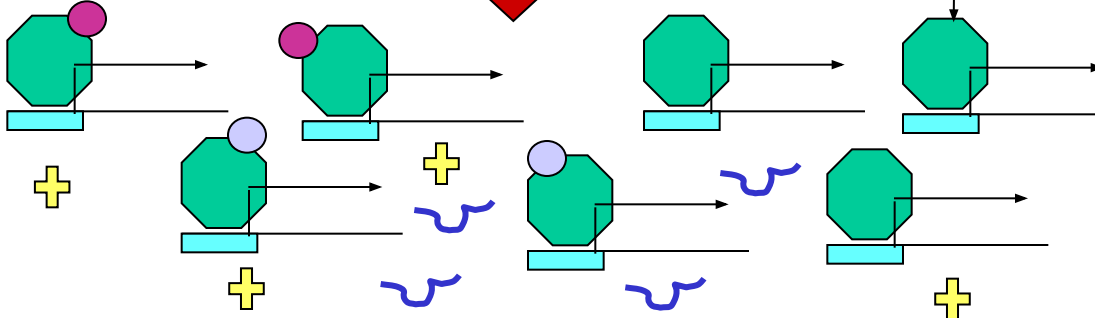


- Специфичность + высокая аффинность
- Не меняет химической структуры сигнальной молекулы
- Активирует путь передачи сигнала




Передача сигнала



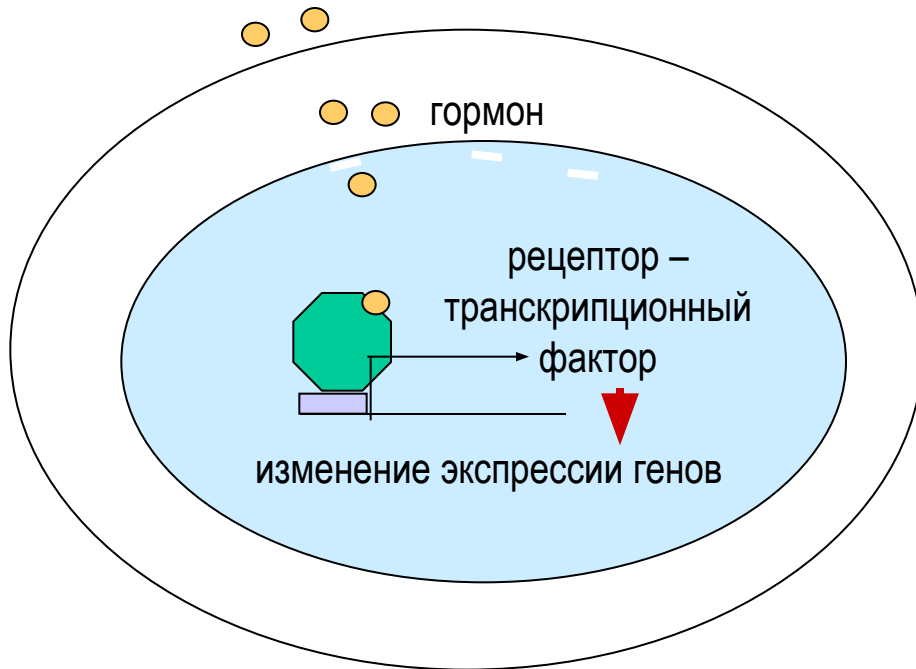
- изменение активности эффекторных белков (обычно – ферментов)
- синтез вторичных мессенджеров
- усиление сигнала на каждом этапе (сигнальный каскад)
- взаимодействие и перекрестная активация нескольких сигнальных путей



Регуляция экспрессии генов

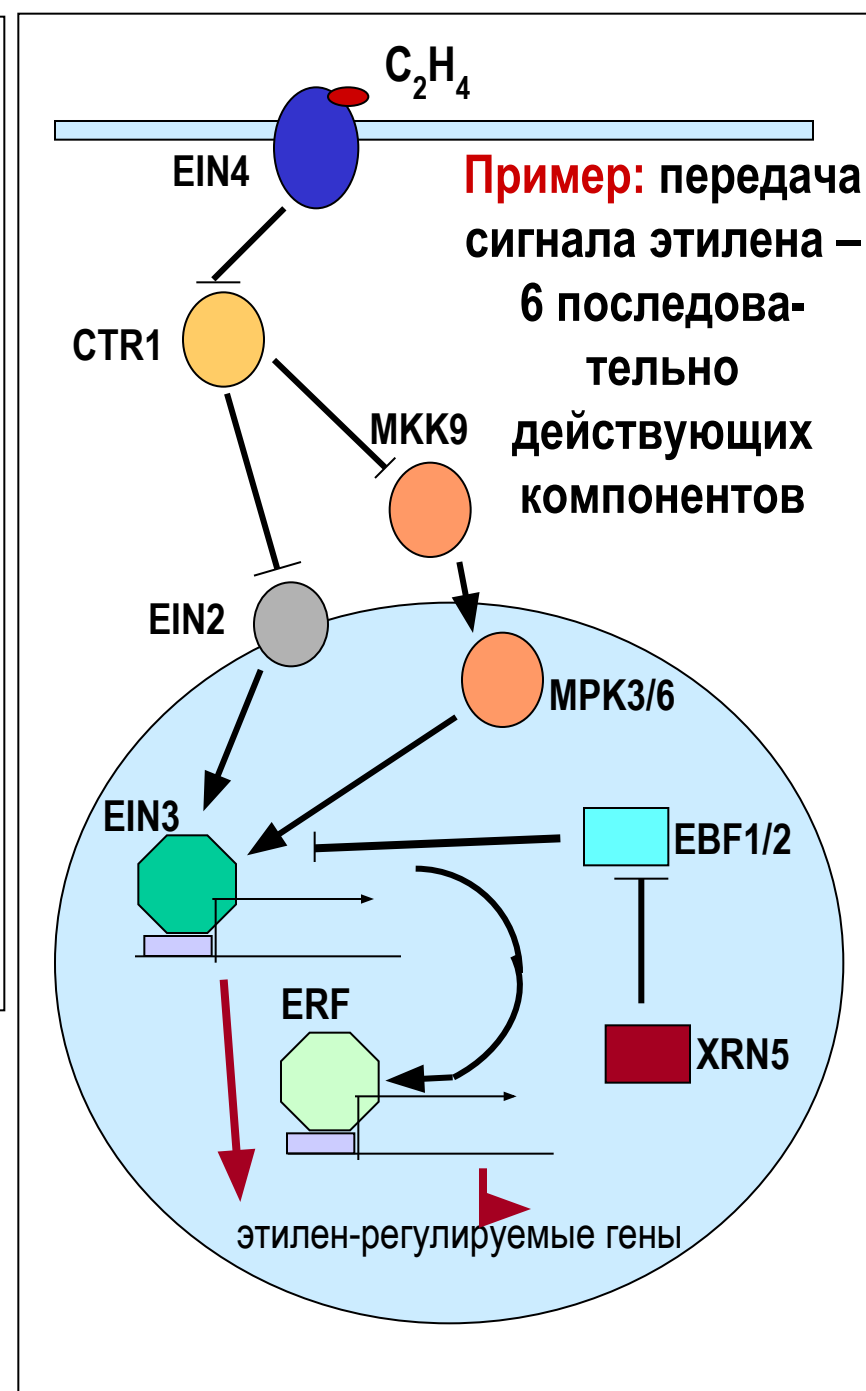
- транскрипционные факторы 
- факторы ремоделинга хроматина 
- микро РНК 
- и т.д.

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



У растений такого нет!

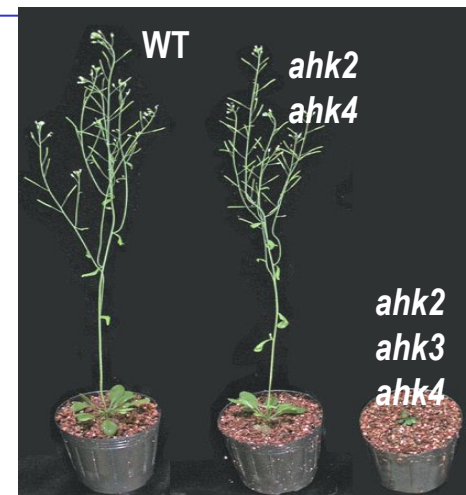
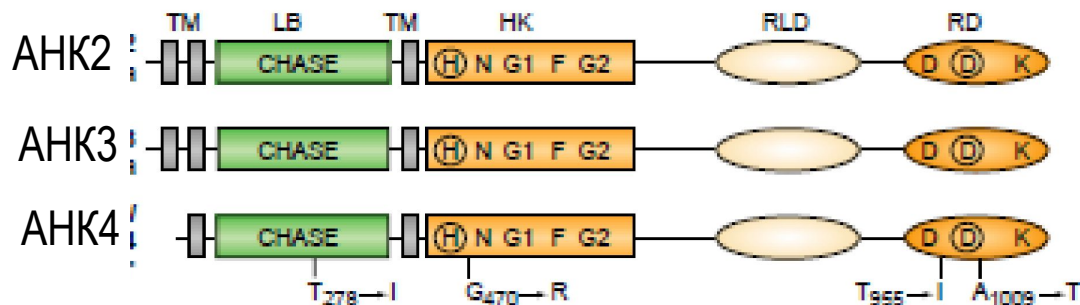
**Особенность растений:
многокомпонентные пути
передачи сигналов
(смысл: возможность
регуляции на каждом этапе)**



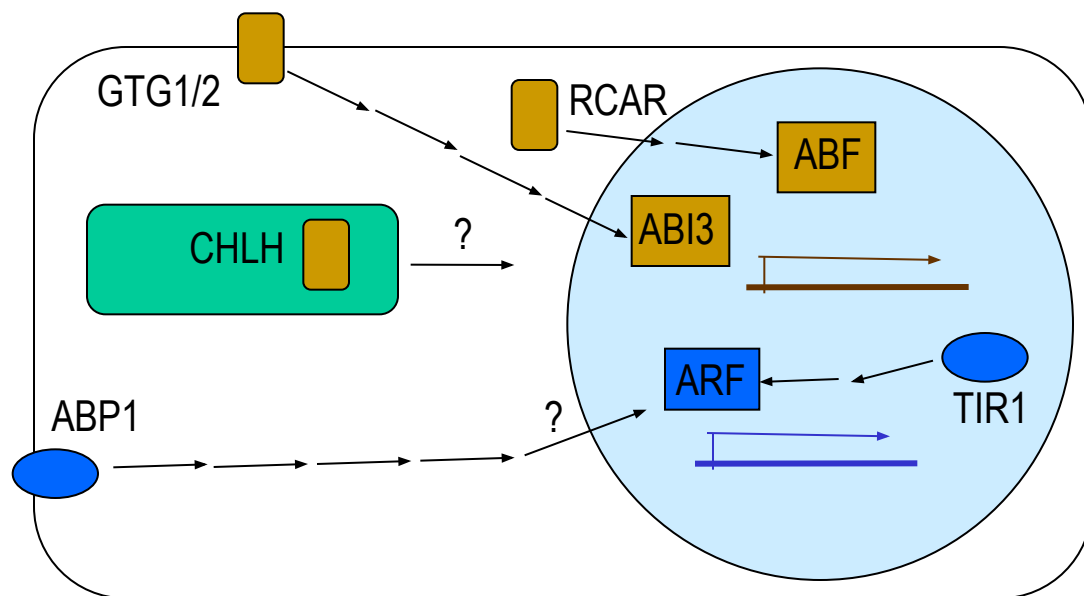
Особенность растений:

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.



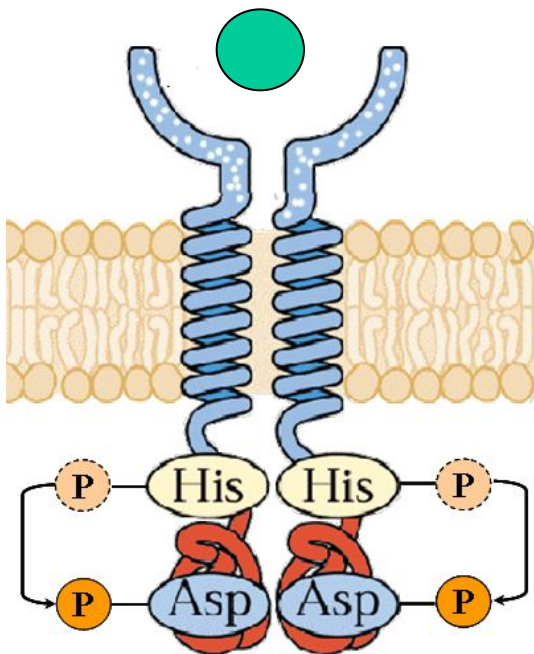
Пример - ответ на **ауксины** и **АБК**.

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)

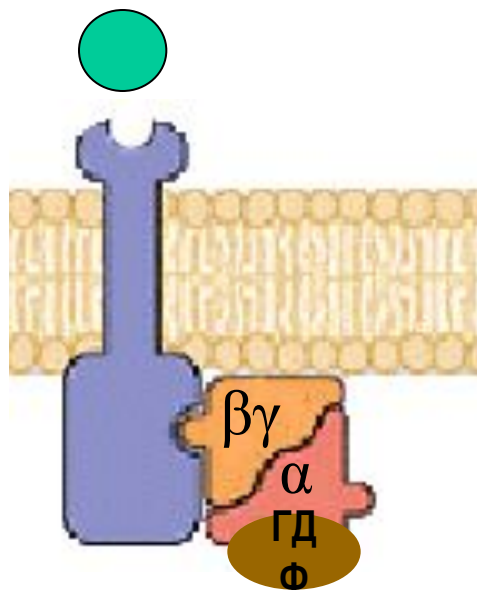
Распространенные типы рецепторов растений

Рецепторные протеинкиназы



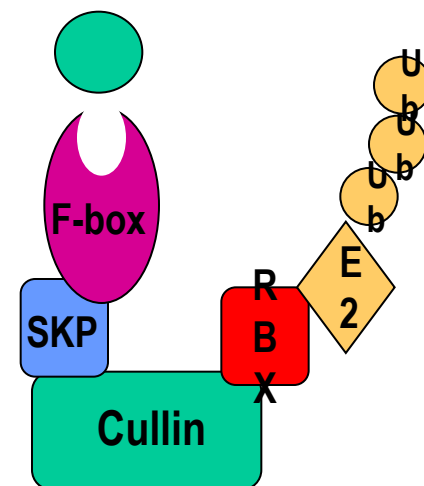
MAP-киназный каскад,
Фосфопереносящие белки,
Малые ГТФазы

Рецепторы, ассоциированные с G-белками



Фосфолипазы,
Ca²⁺ каналы,
MAP-киназный каскад

Рецепторы, взаимодействующие с системой убиквитинирования

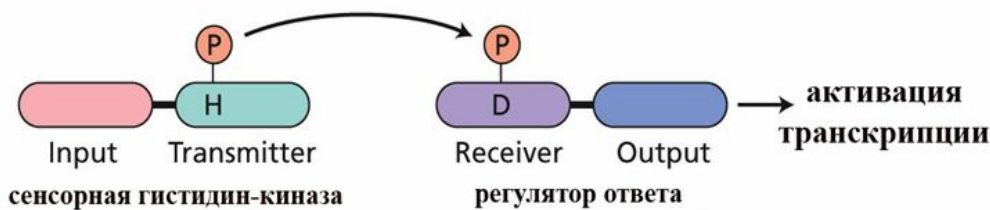


Репрессоры
транскрипции

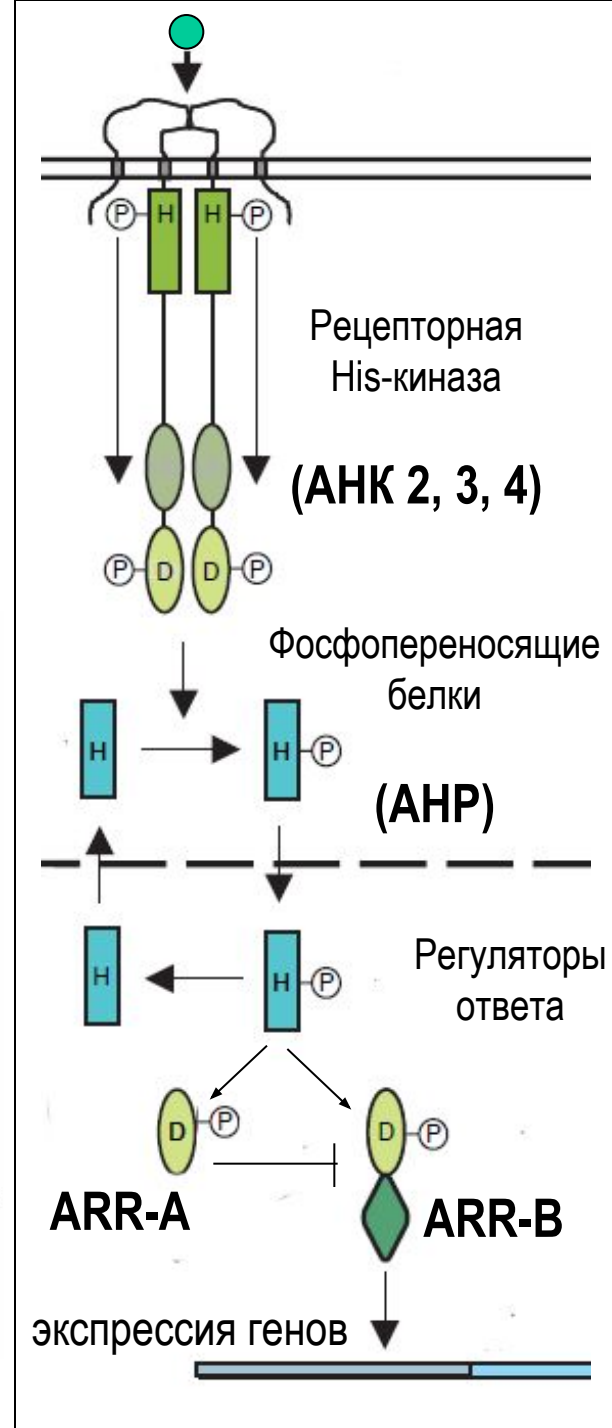
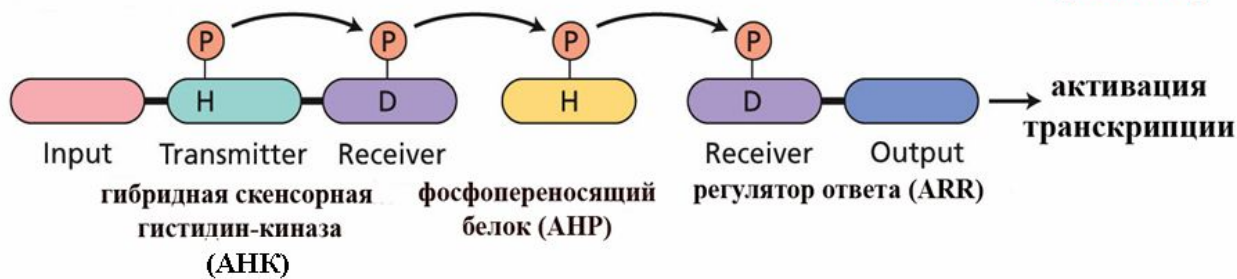
Рецепторные His-киназы

- 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

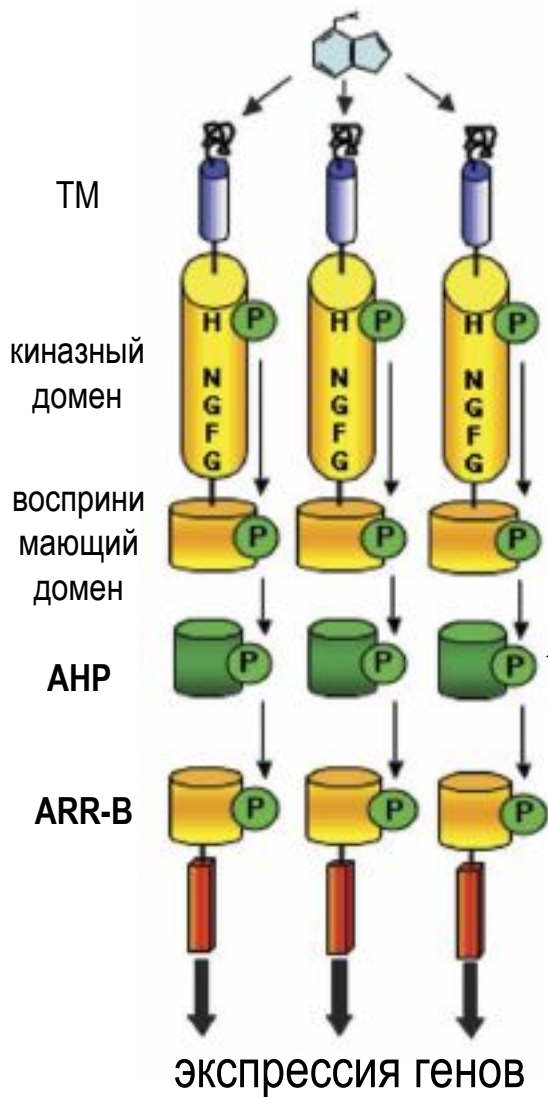
Простая двухкомпонентная сигнальная система (бактерии)



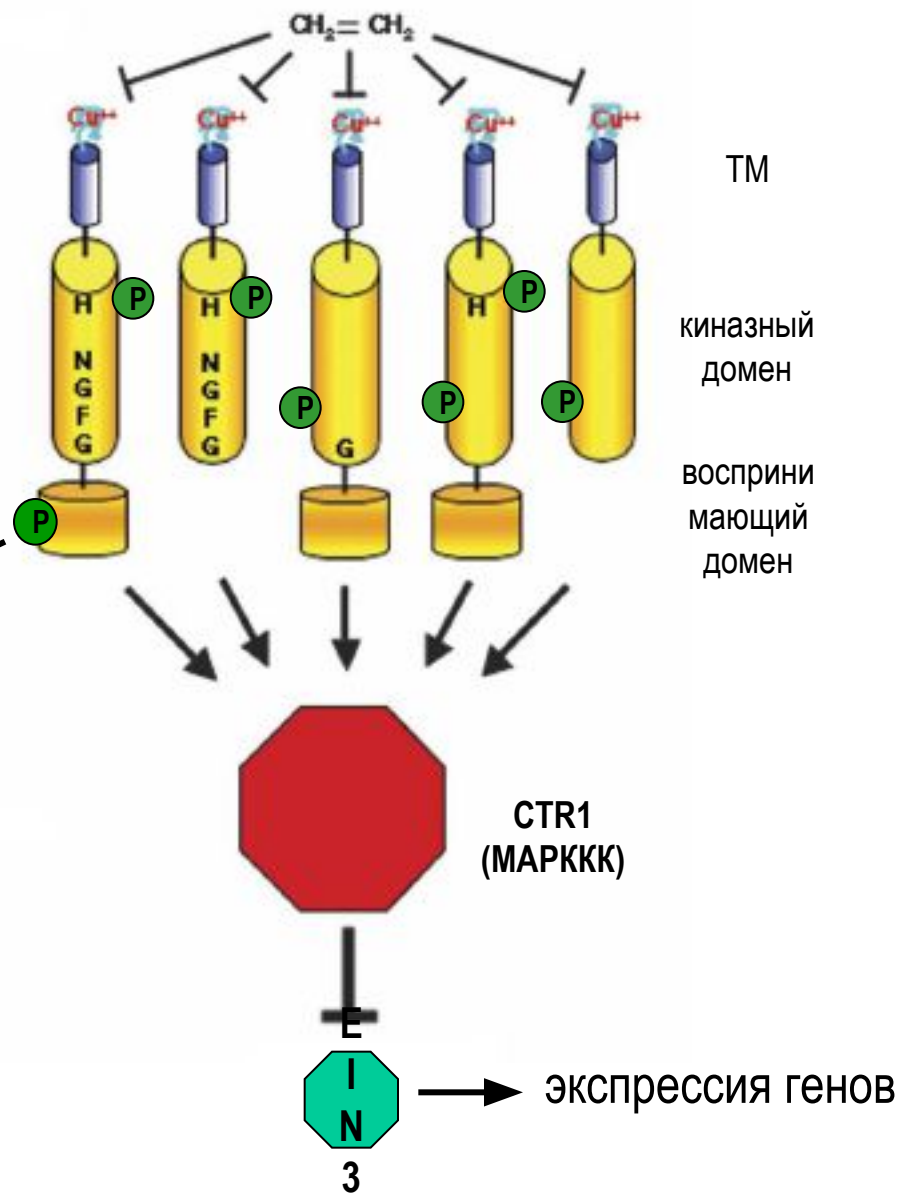
Двухкомпонентная сигнальная система, организованная по принципу фосфореле (растения)



Передача сигнала цитокининов



Передача сигнала этилена

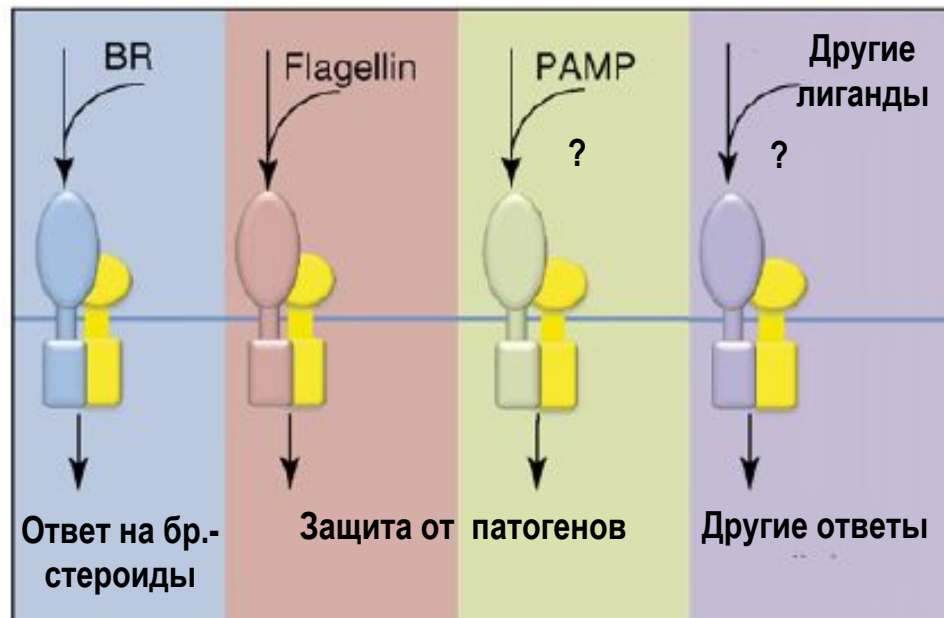
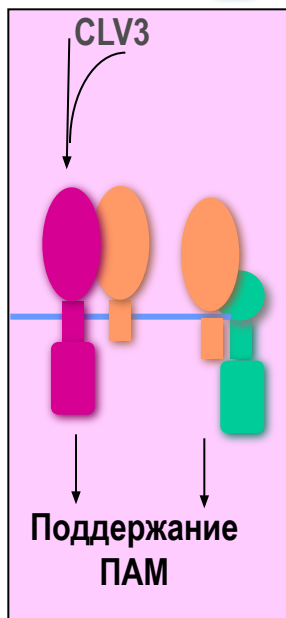
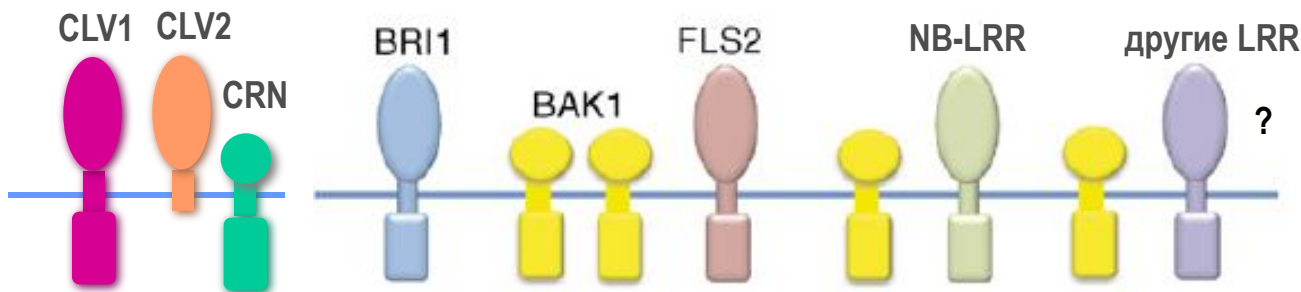
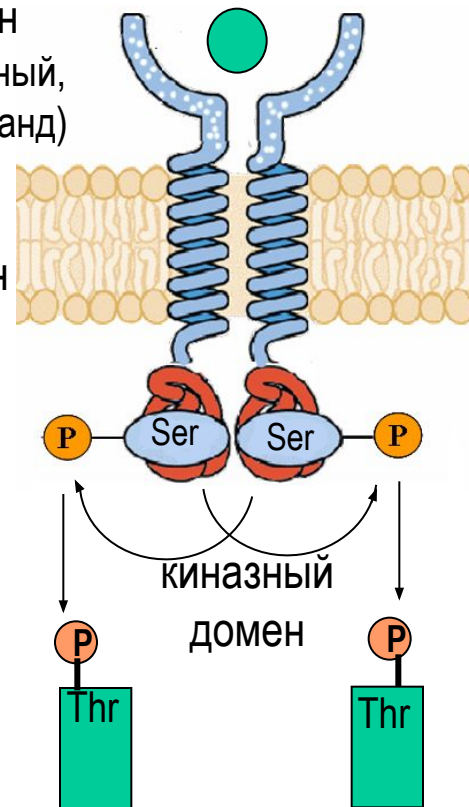


Рецепторные Ser/Thr протеинкиназы

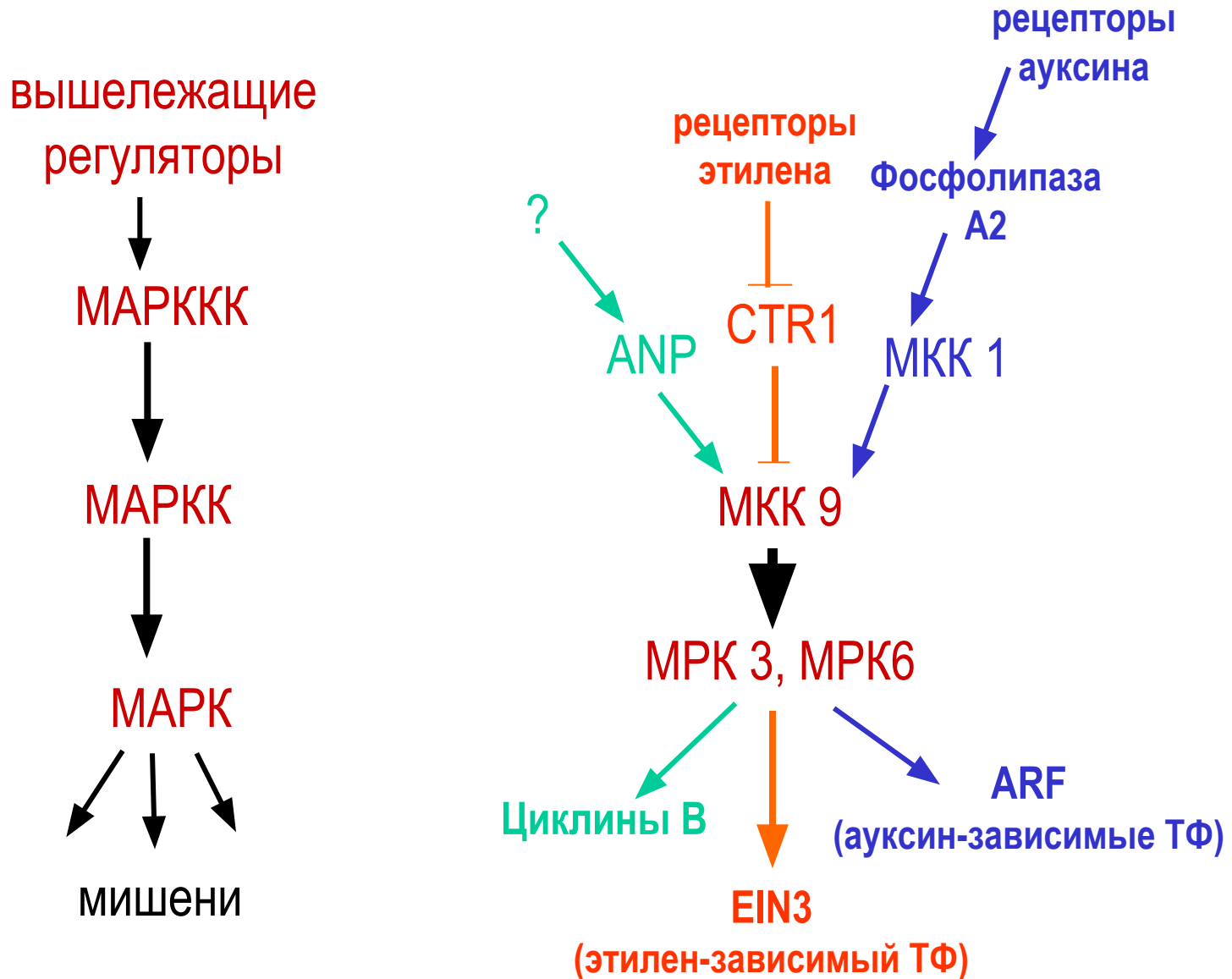
- Для рецепции образуют гетеродимеры
- При связывании лиганда автофосфорилируются по остаткам Ser
- Фосфорилируют белки-мишени по остаткам Thr

LRR домен
(экстраклеточный,
связывает лиганд)

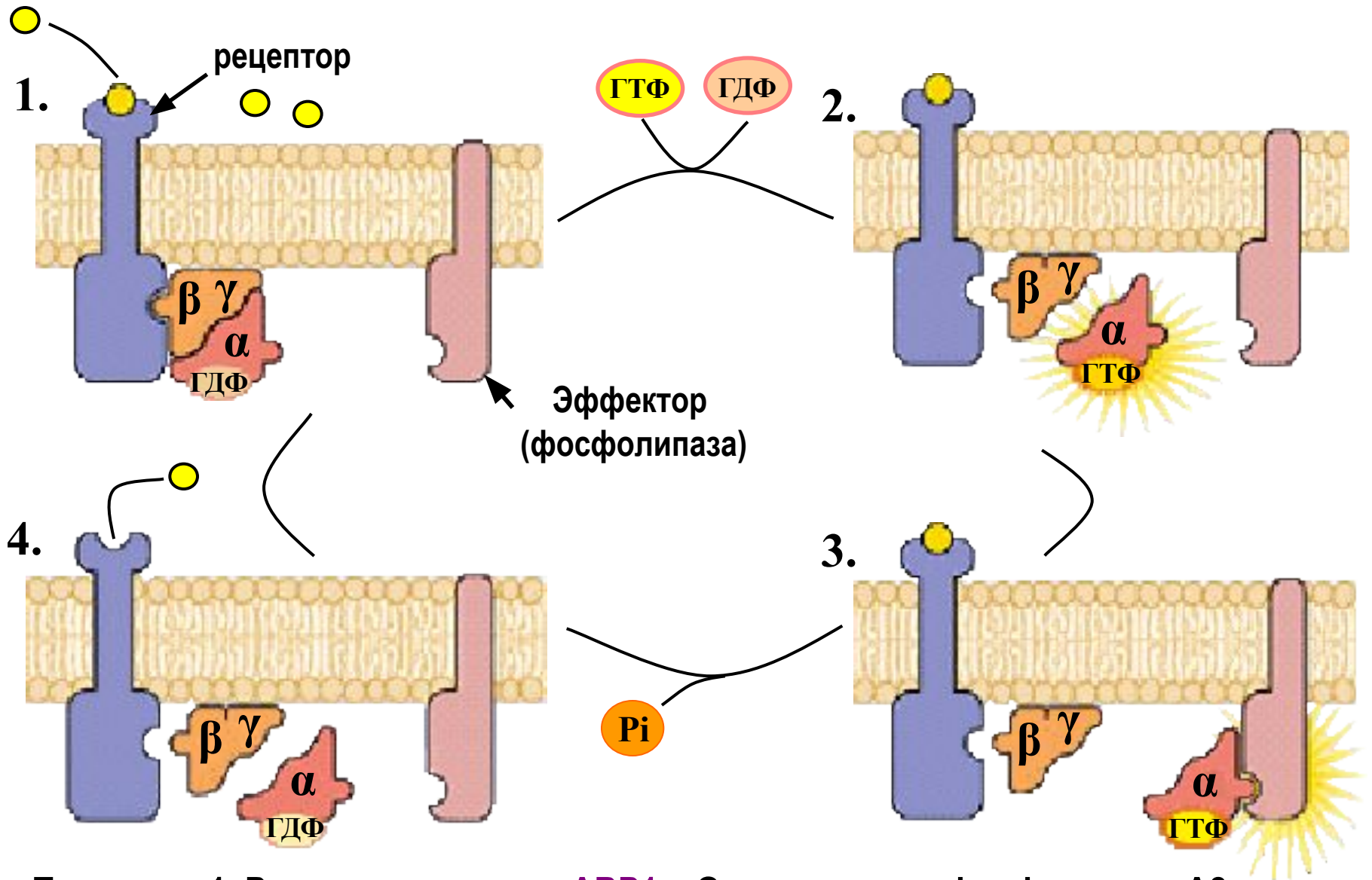
TM
домен



MAP-киназный каскад

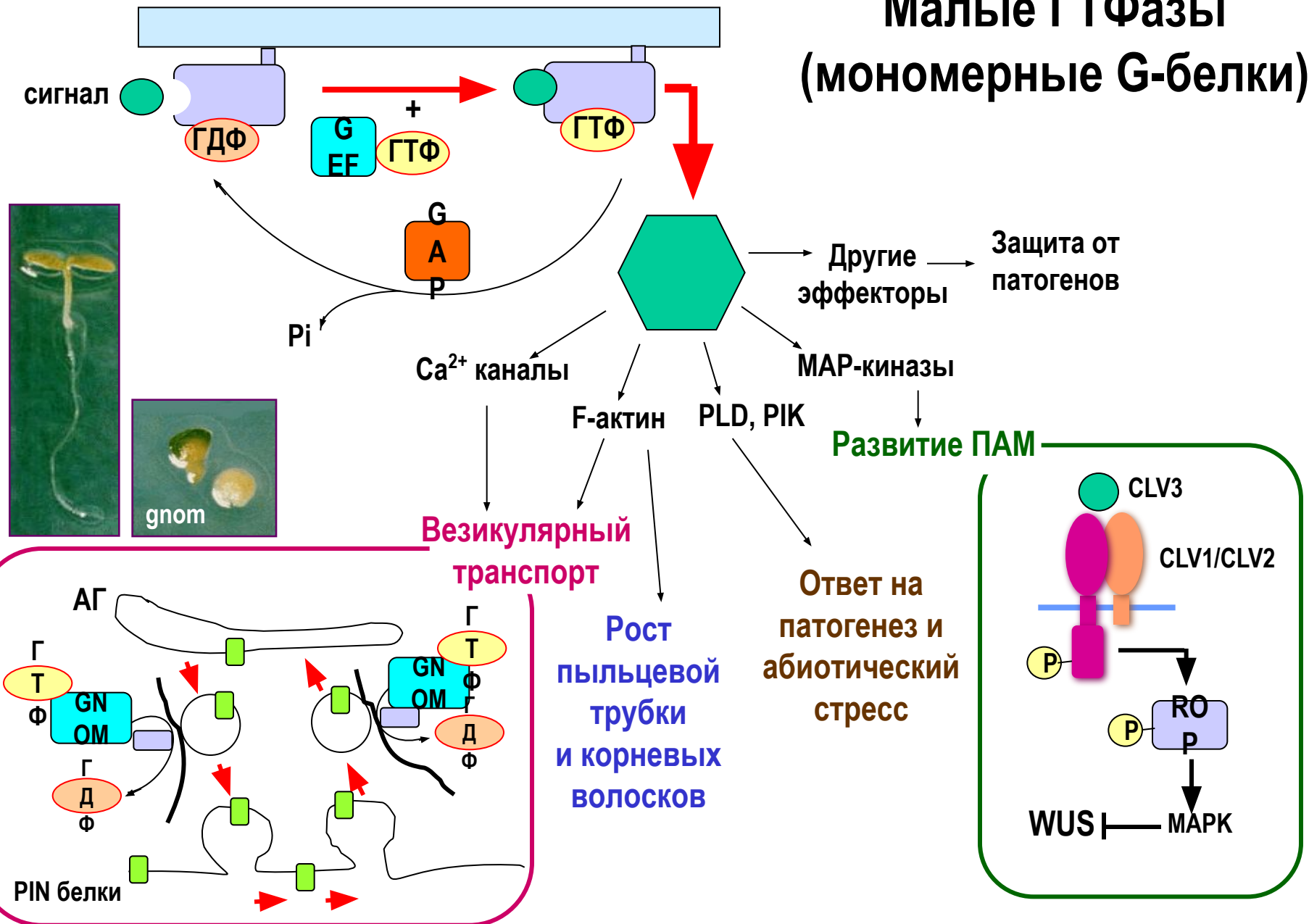


Рецепторы, ассоциированные с G-белками



- 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)

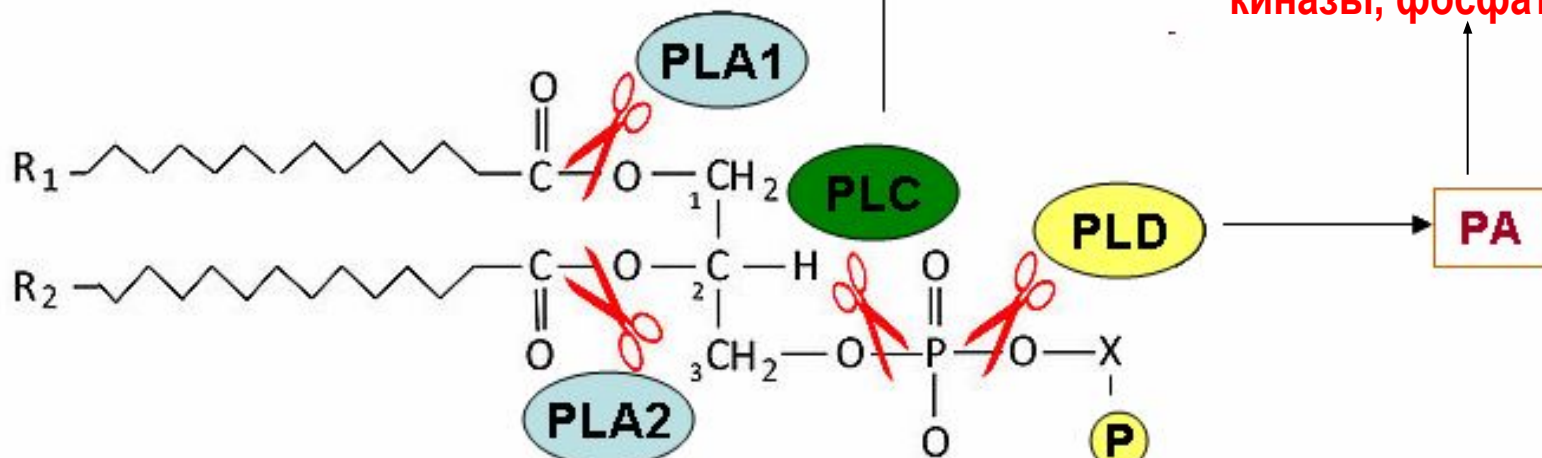


Фосфолипазы – эффекторы гетеротримерных G-белков

**Ca²⁺ каналы,
Ca²⁺ зависимые киназы**

DAG **Ins3P**

**транскрипционные факторы,
киназы, фосфатазы**



PA

**Ca²⁺ каналы,
MAP-киназный каскад**

LPL

жирные кислоты

PIK

PtdIns3P

жасмонаты

**актиновые
филаменты,
протеинкиназы**

Фосфолипаза С

- осуществляет гидролиз фосфатидилинозитол-4,5-бифосфата (PIP₂)
- активируется при ответе на АБК и ауксины

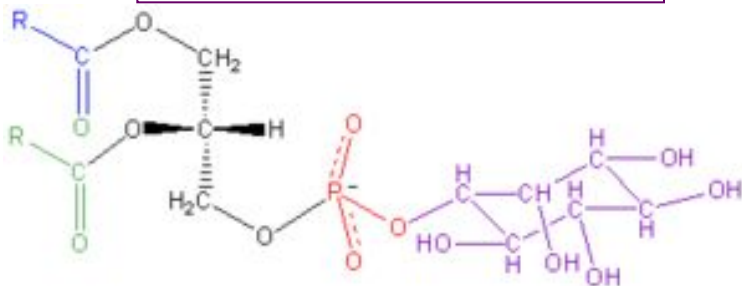


1,2-диацилглицерол (DAG),
остается в мембране

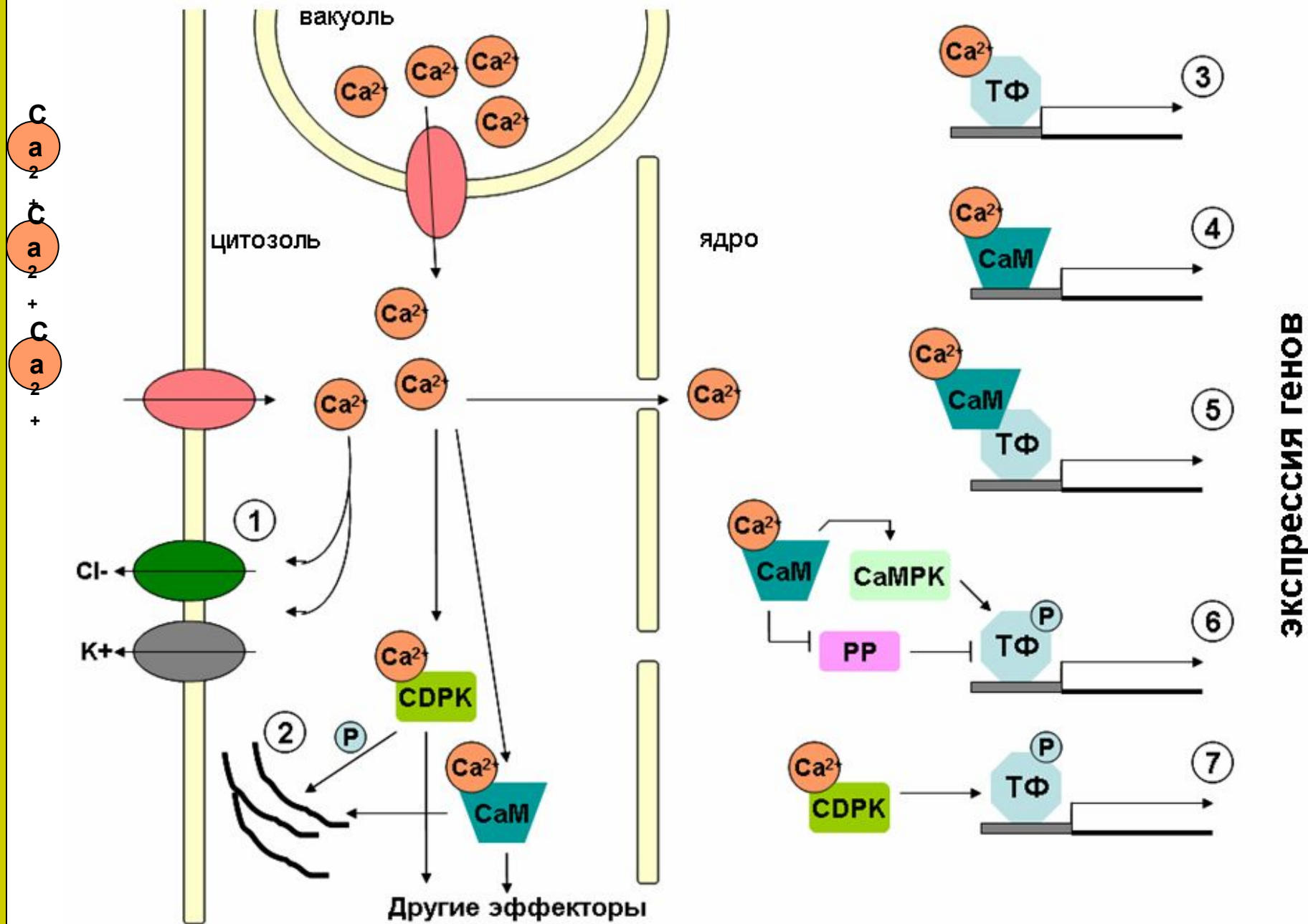
Ca²⁺-зависимые ПК

Инозитол 1,4,5-трифосфат (IP₃),
уходит в цитоплазму

Ca²⁺ каналы

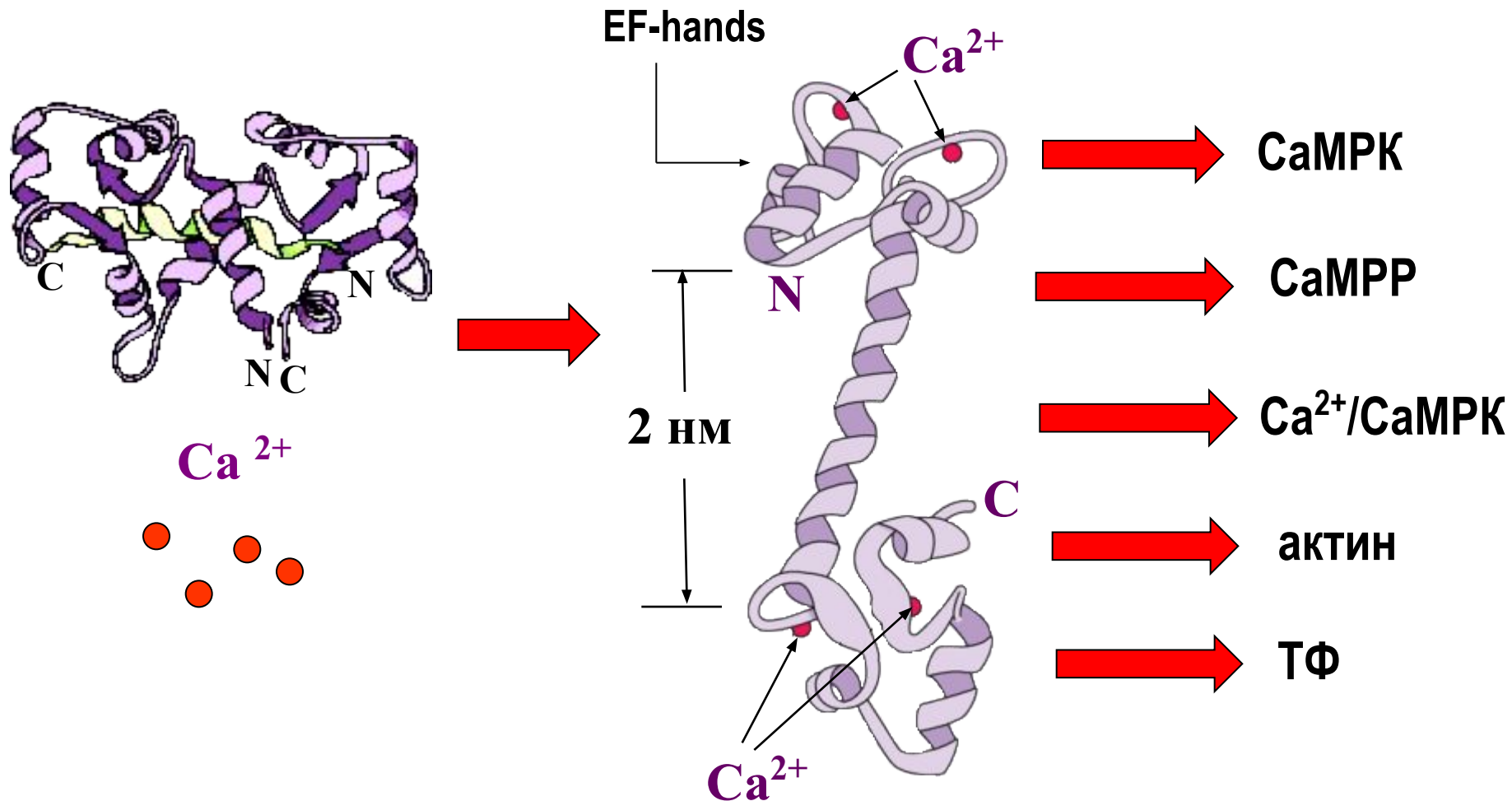


Ca²⁺ каналы – эффекторы липидных вторичных мессенджеров



Кальмодулин – наиболее распространенный сенсор ионов Ca^{2+}

- состоит из 148 аминокислот и содержит 4 сайта связывания ионов Ca^{2+}
- не имеет ферментативной активности
- после связывания с 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

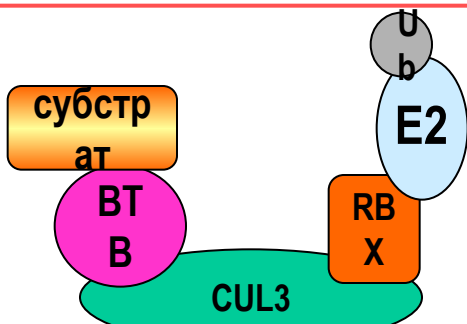
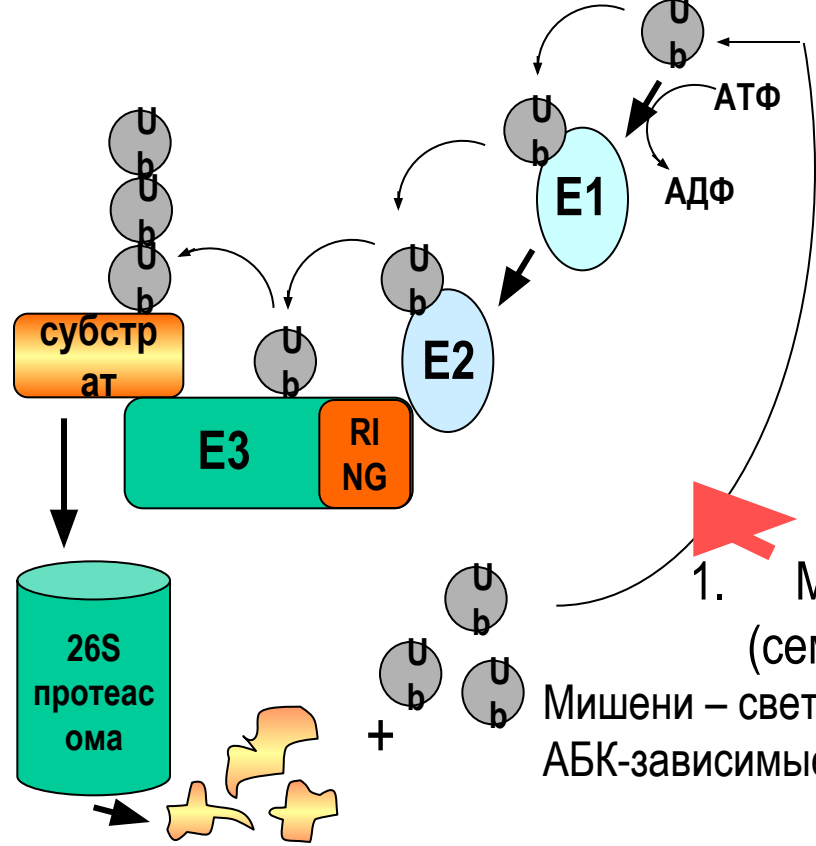
Убиквитин-лигазы растений:

1. Мономерные (семейство RING)

Мишени – светозависимые и АБК-зависимые ТФ

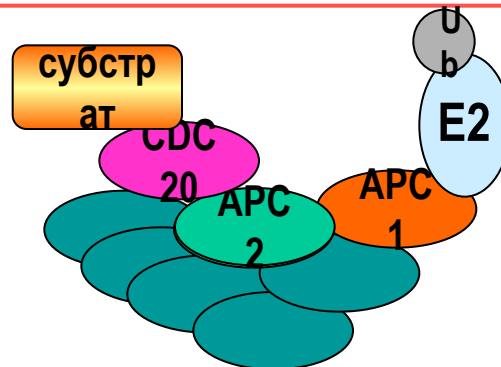
2. Мультимерные (семейства BTB, SCF, APC)

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



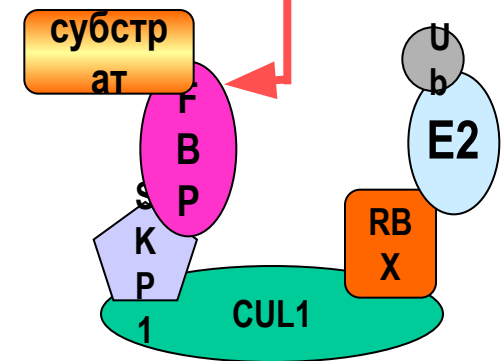
CUL3-BTB

Мишени – ферменты биосинтеза этилена



APC

Мишени - циклины



SCF

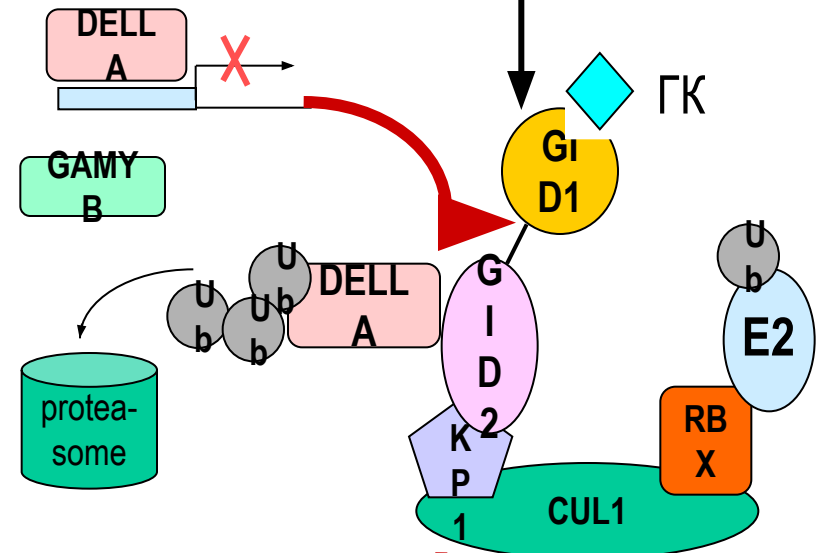
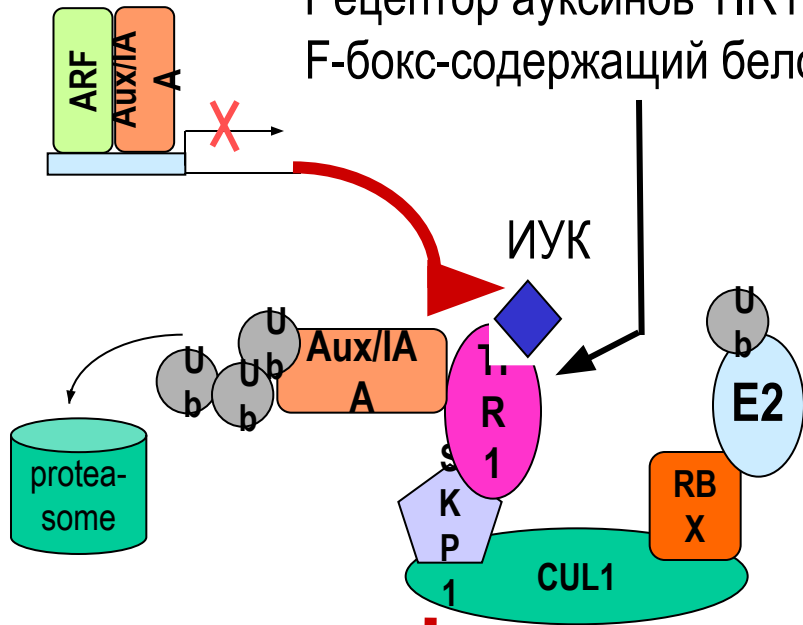
Мишени – ТФ, контролирующие ответ на ауксины, гиббереллин, этилен

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^{TIR1} - рецепция ауксинов

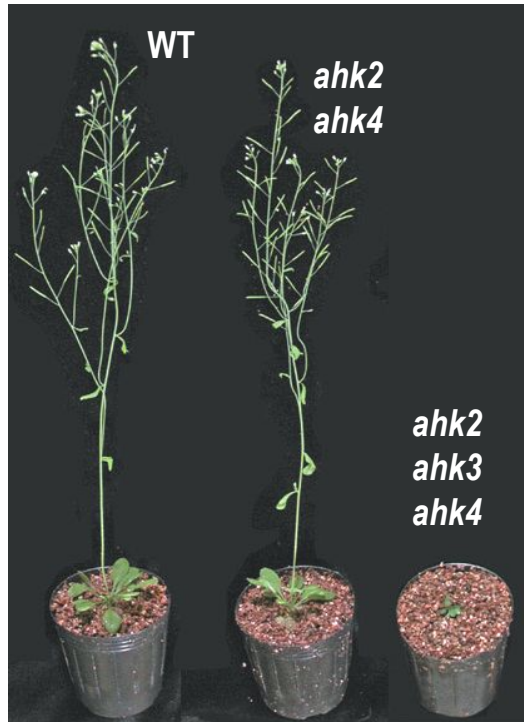
SCF^{GID1} - рецепция гиббереллинов

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**

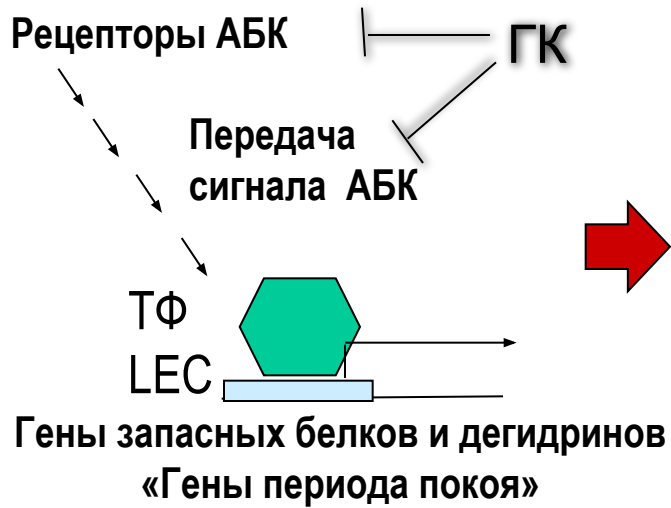


мутации по генам, кодирующим ТФ □ «выпадение» какой-либо программы развития



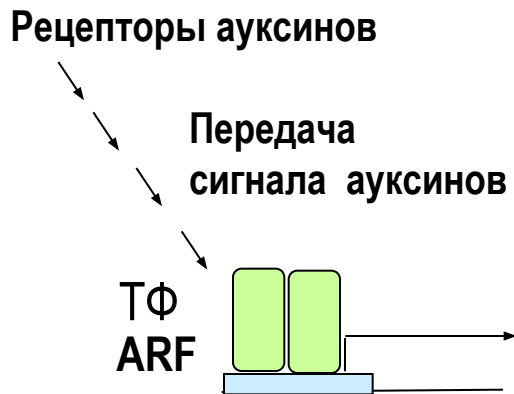
Функции генов-мишеней ТФ не всегда известны !

Многие ТФ - центральные регуляторы программ развития - напрямую контролируются фитогормонами



Созревание зародыша,
Период покоя семян

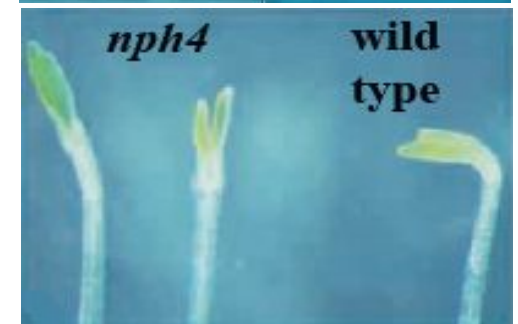
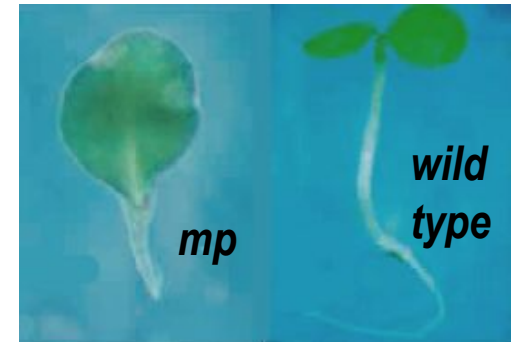
abi3/vp12



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

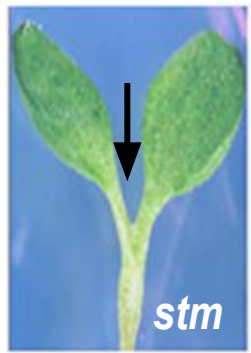
вышележащие регуляторы: ???

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

программы развития:

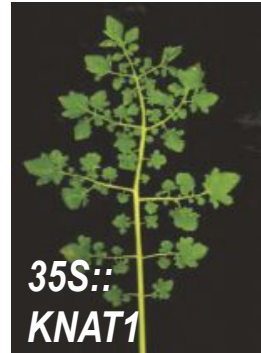
1). Развитие

ПАМ



2). Развитие сложного

листа



HD-ZIP III

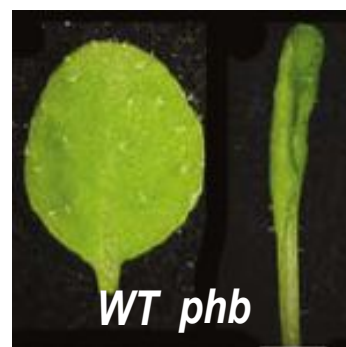
вышележащие регуляторы: ???

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

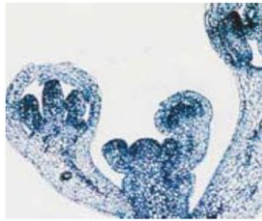
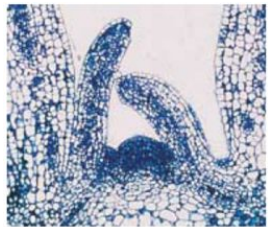
SOC1, FLC, CAL

вышележащие регуляторы:

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

мишени: ген ТФ LFY

программы развития: развитие флоральной меристемы

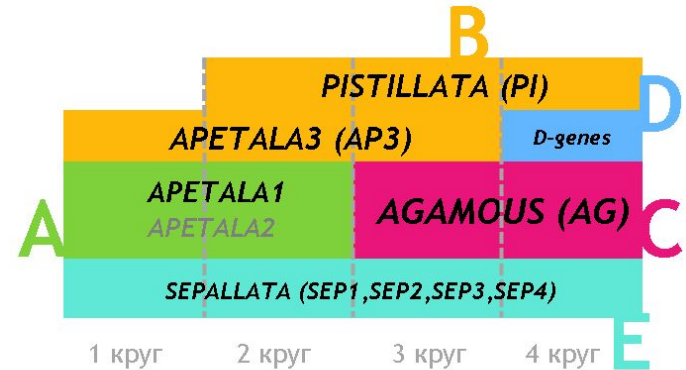


AP1, AP3, PI, AG, SEP1,2,3

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)

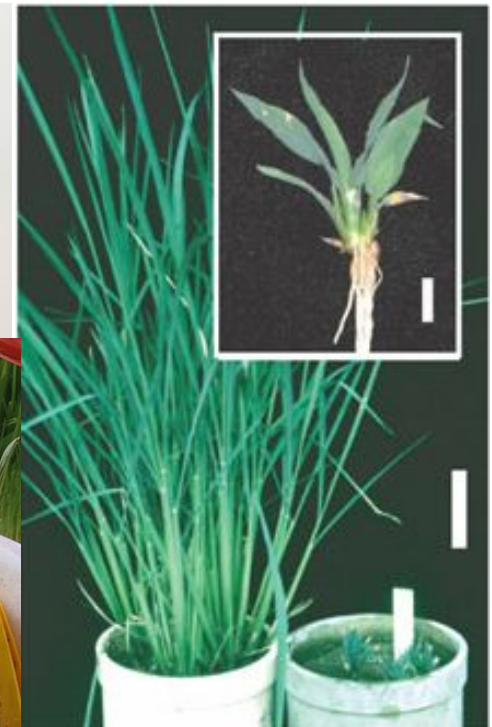
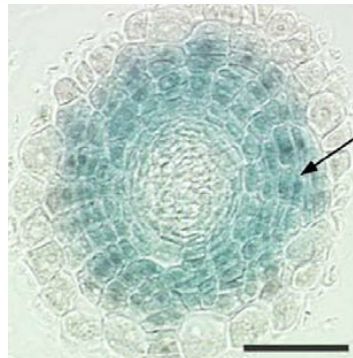
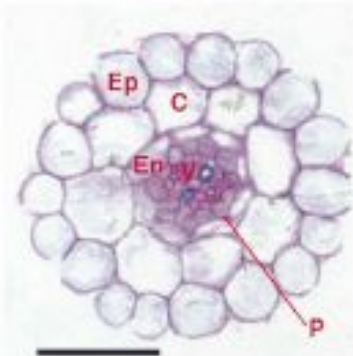
SHORTROOT, SCARECROW

вышележащие регуляторы: ???

мишени: 1). Ген ТФ WOX5 2). ???

программы развития:

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



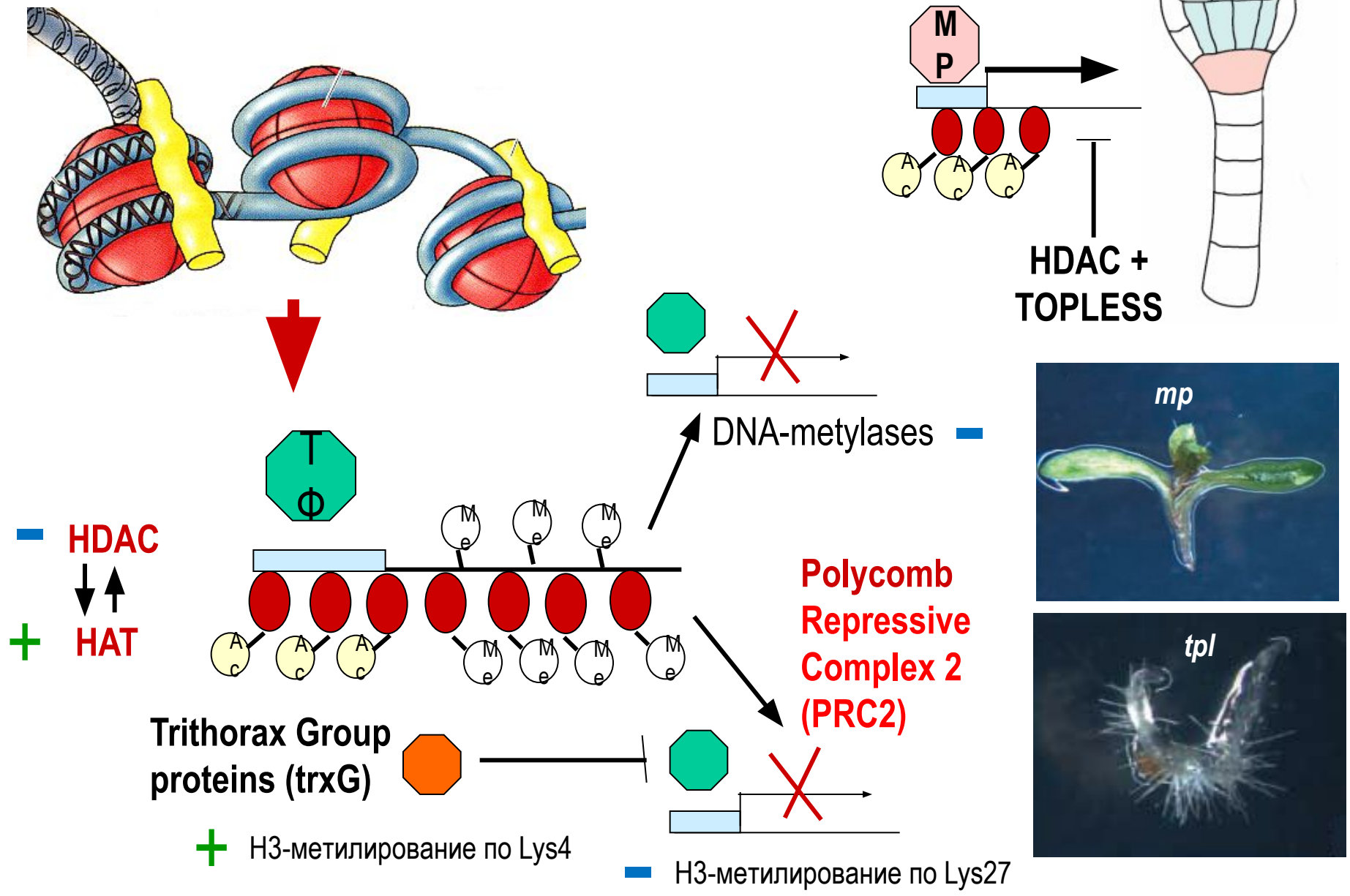
вышележащие регуляторы: сигнальный путь гиббереллинов

мишени: 1). гены α амилаз 2). гены экспансинов 3). ген ТФ LFY

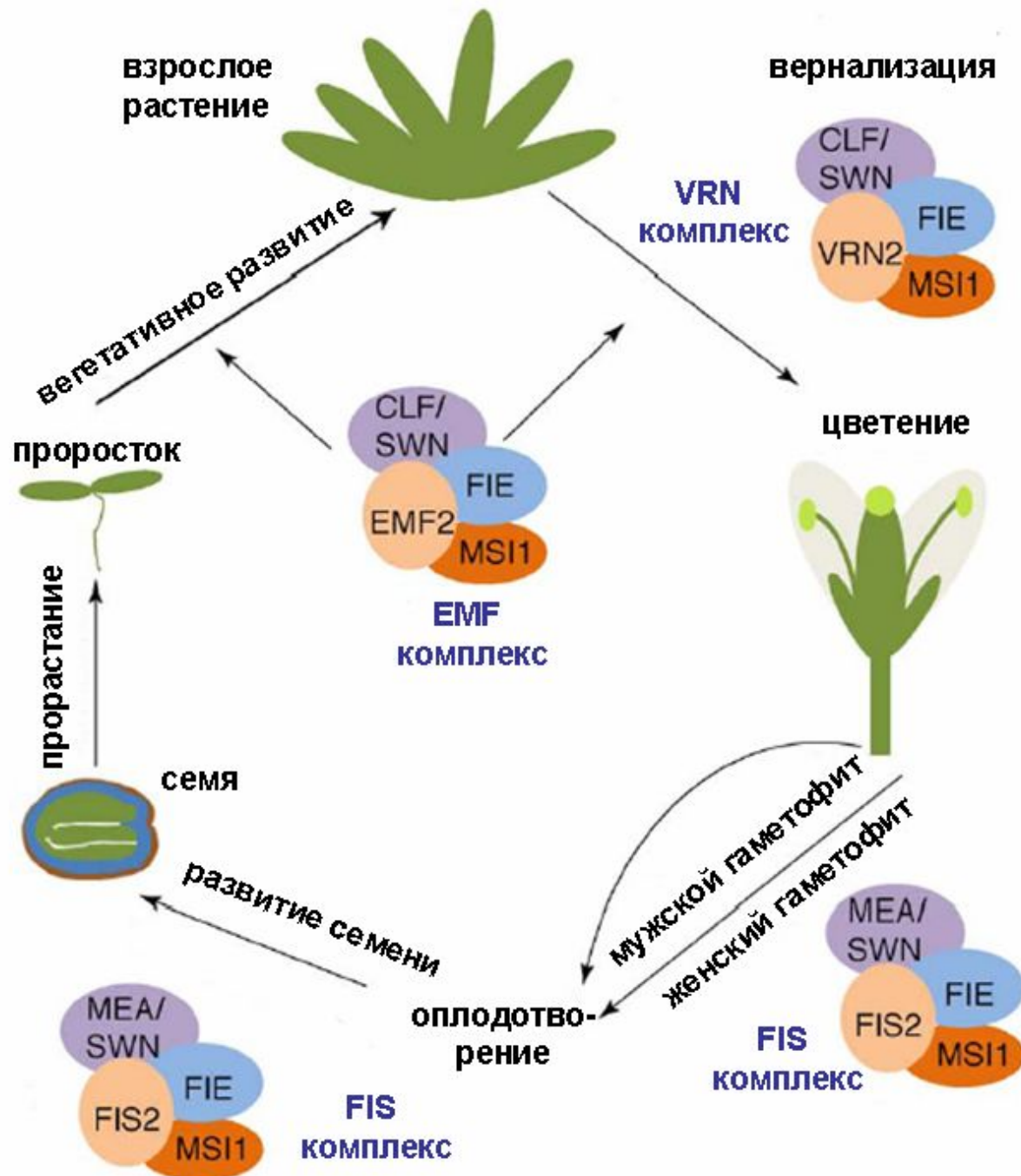
программы развития:

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

Факторы, влияющие на структуру хроматина (chromatin remodeling factors)

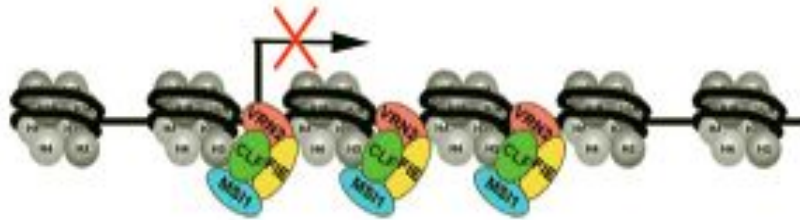


Гистон-метилазные комплексы Polycomb PRC2 в развитии растений



Взаимодействие комплекса PRC2 с другими белками

(a) core PRC2 repression



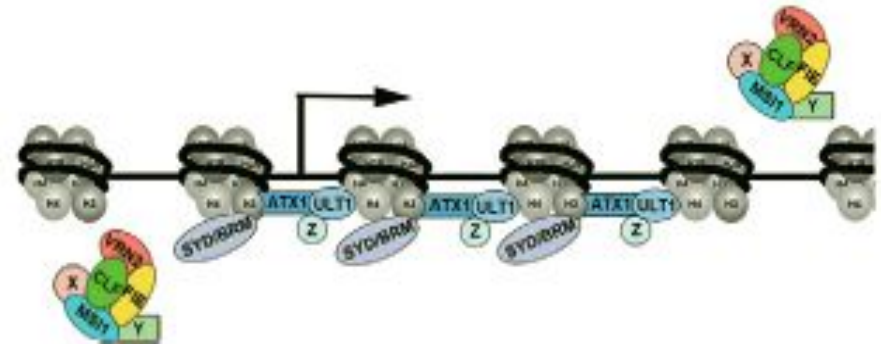
(b) co-factors enhance PRC2 repression



(c) PRC2 repression stabilized by PPRC1



(d) PRC2 repression counteracted by trxG



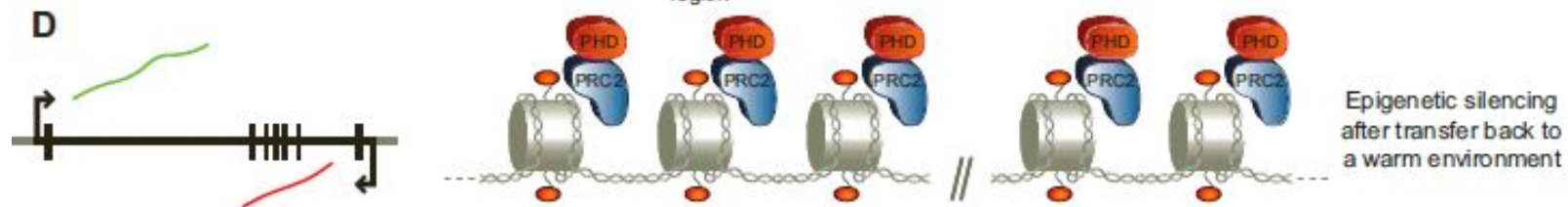
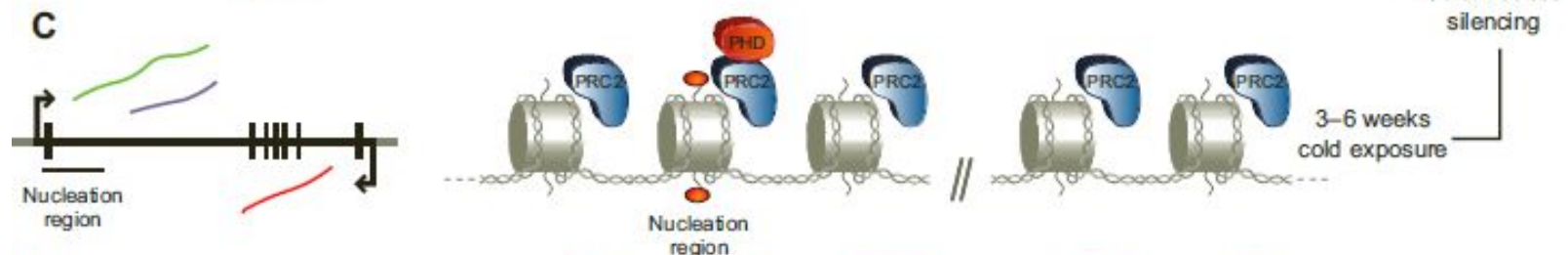
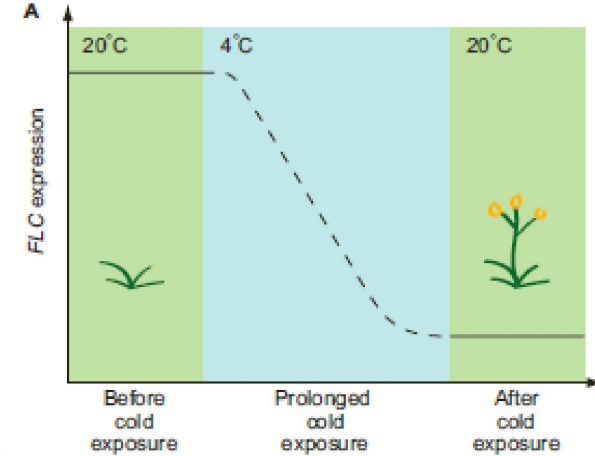
(a) – только PRC2 комплекс □ неполное подавление экспрессии

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

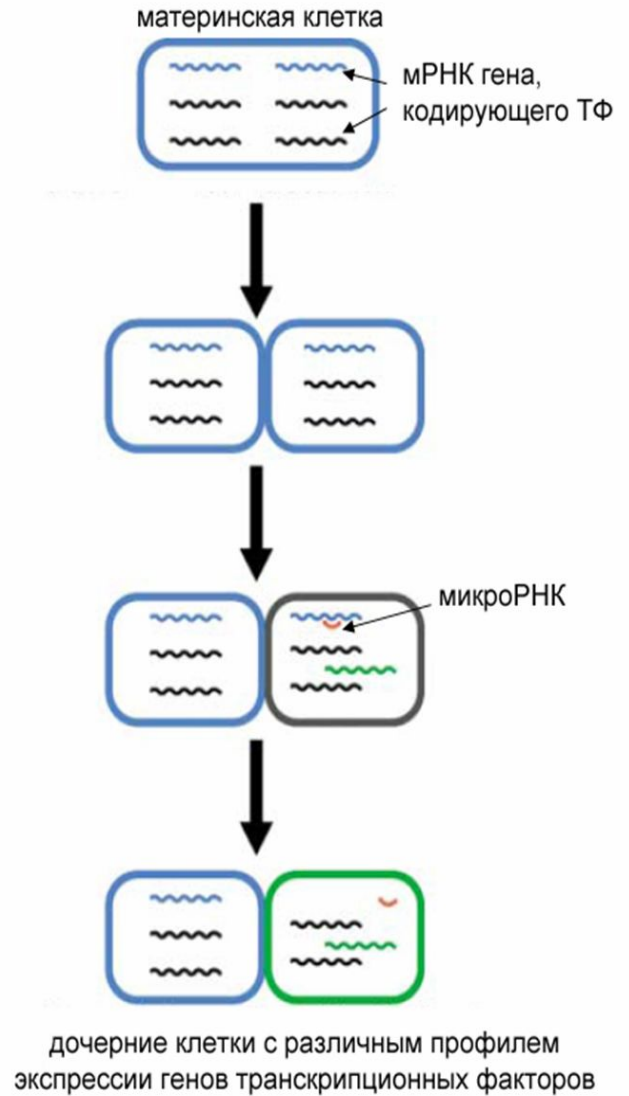
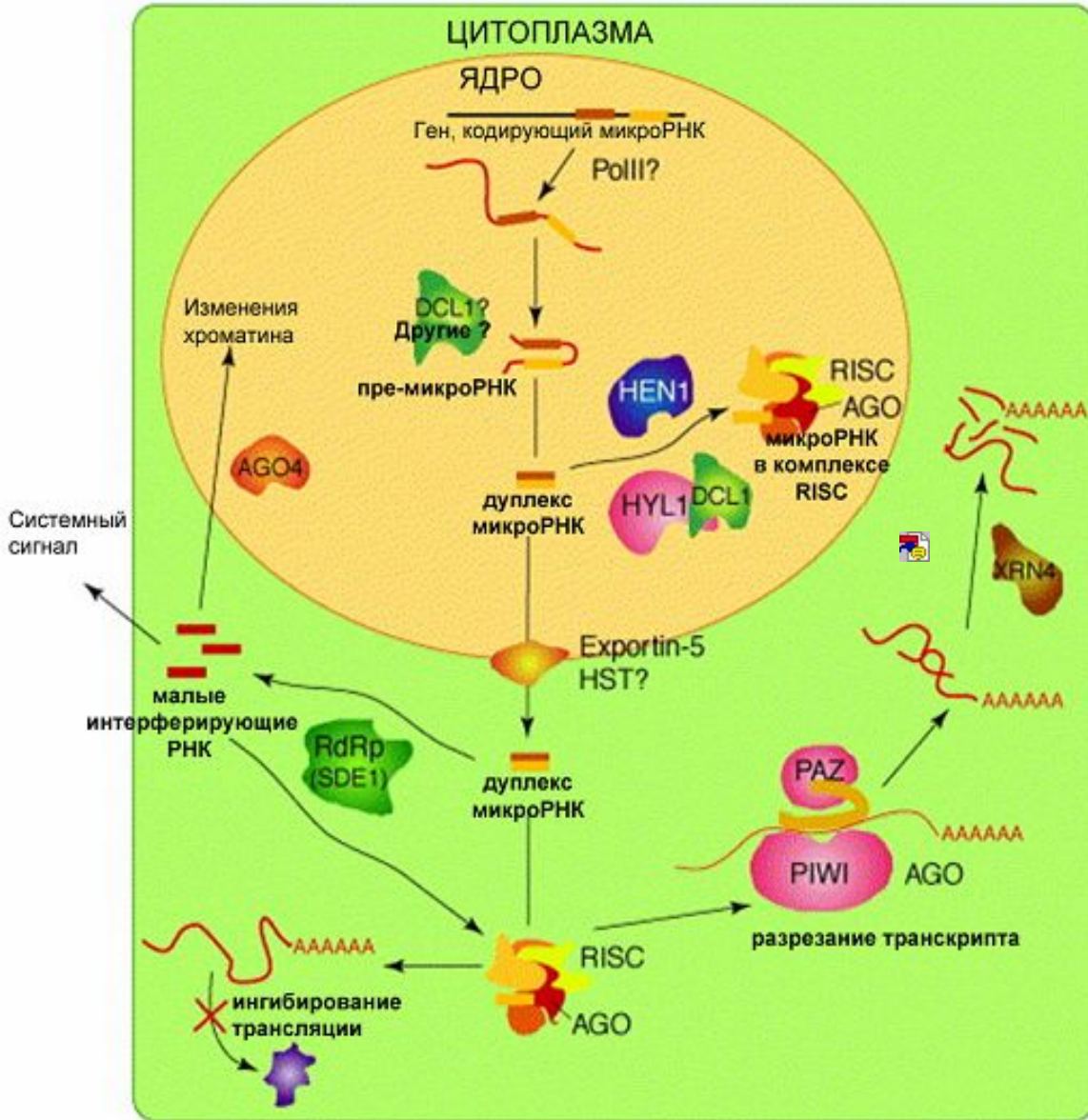
(c) – присоединение комплекса PRC1 □ стабилизация подавления экспрессии

(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

