

5. *Заварзин Г.А.* Составляет ли эволюция смысл биологии? // Вестник Российской академии наук.— 2006.— 76.— С. 522–534.

6. *Иванова Л.А., Иванов Л.А., Роньжина Д.А., Пьянков В.И.* Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений разных функциональных типов // Физиология растений.— 2008.— 55, №2.— С. 230–239.

7. *Котлова Е.А., Синюшина Н.Ф.* Изменение содержания индивидуальных классов липидов лишайника *Peltigera aphthosa* в процессе обезвоживания и последующего реувлажнения // Физиология растений.— 55, №1.— С. 43–50.

8. *Романова А.К.* Физиолого-биохимические признаки и молекулярные механизмы адаптации растений к повышенной концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере // Физиология растений.— 2005.— 52, №1.— С. 129–145.

9. *Alpert P.* Constraints of tolerance: why are desiccation-tolerant organisms so small or rare? // J. Exp. Biol.— 2006.— 209.— P. 1575–1584.

10. *Dure, L.* A repeating 11-mer amino acid motif and plant desiccation // Plant J.— 1993.— 3, N2.— P. 363–369.

11. *Franc W.* Water deficit triggers phospholipase D activity in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* // Plant Cell.— 2000.— 12.— P. 111–123.

12. *Moore J.P., Le N.T., Brandt W.F., Driouich A., Farrant J.M.* Towards a systems-based understanding of plant desiccation tolerance // Trends Plant Sci.— 2009.— 14, N2.— P. 110–117.

13. *Retallack G.J.* A 300-Million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles // Nature.— 2001.— 411.— P. 287–290.

14. *Wise M.J., Tunnacliffe A.* POPP the question: what do LEA proteins do? // Trends Plant Sci.— 2004.— 9, N10.— P. 747–754.

### **Резюме**

Адаптивна еволюція водного транспорту рослин відбувалась в напрямку від переважно симпластного до апопластного типу. Захист рослин від посухи забезпечують комплекси генів, захисні білки, цукри, осмотично активні речовини.

Адаптивная эволюция водного транспорта растений происходила в направлении от преимущественно симпластного к апопластному типу. Защиту растений от засухи обеспечивают комплексы генов, защитные белки, сахара, осмотически активные вещества.

Adaptive evolution of plant water transport occurred in direction from symplastic to apoplastic type. Plant drought protection is provided by gene complex, protective proteins, sugars, osmotic solution substances.

### **МЕДВЕДЕВ С.С.**

*Санкт-Петербургский государственный университет,*

*Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.*

*e-mail: ssmmedvedev@mail.ru*

## **ГЕНЕТИЧЕСКАЯ, ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА**

Центральной проблемой биологии развития является вопрос о том, каким образом многократное деление всего лишь одной клетки приводит к формированию организма, обладающего системами органов и тканей,

образованных клетками, не похожими друг на друга? Ответ на этот вопрос лежит в дифференциальной экспрессии генов в клетках, составляющих эти ткани и органы. Дифференциальная активность генома является основой функциональных различий между различными клетками одного и того же организма. В процессе развития потенциал конкретного генотипа реализуется в зависимости от условий среды, в результате чего формируется определенный фенотип растения. Именно геном является основной матрицей — носителем информации о том, как растению пройти путь от семени до семени.

Гены, детерминирующие процессы роста и дифференцировки, часто называют *генами-регуляторами (переключателями) развития*. Они кодируют особые белки — транскрипционные факторы, контролирующие программы формирования органов и тканей растения. Иногда эти гены также называют *гомеозисными*. Мутации в гомеозисных генах могут вызвать трансформацию одной части тела в другую. Гомеозисными мутантами называются те, у которых на месте нормального органа развивается орган другого типа. Например, у дрозофилы при мутации *antennapedia* формируется антенна вместо ноги. Гомологичные генам дрозофилы гомеозисные гены идентифицированы и у других животных. У растительных организмов также известны процессы, которые контролируются гомеозисными генами: филлотаксис, развитие цветков и соцветий (Coen, 1991).

В настоящее время идентифицированы ключевые гены, которые контролируют процессы эмбриогенеза, старения и фотоморфогенеза, регулируют функционирование апикальных, латеральных и флоральных меристем, отвечают за формирование корня, листьев и сосудов. Наиболее хорошо изучена экспрессия генов, регулирующих развитие цветков. На основе имеющейся генетической информации, математического аппарата и компьютерных программ стало возможным построение генетических регуляторных сетей (gene regulatory network — GRN), которые позволяют оценить весь спектр взаимодействий между различными генами в процессе дифференцировки клеток и формирования органов растения (Alvarez-Buylla et al., 2007).

Высшие растения могут содержать от 25000 до 50000 генов. Треть из них экспрессируется во всех органах растительного организма (хотя и на разном уровне), продукты второй трети присутствуют лишь в некоторых органах, а остальные гены экспрессируются только в каком-то одном органе. Анализ экспрессии 8300 генов арабидопсиса, который был проведенный в 2001 г. группой американских исследователей под руководством Zhu, показал, что 64 гена специфически экспрессируются только в корнях, 94 — в листьях, 3 — в цветоносах, а 36 — в цветках растений. В составе генов, которые экспрессируются только в определенных органах, были найдены промоторы, обеспечивающие орган-специфическую экспрессию генов, причем в определенное время.

У высших растений наиболее хорошо изучено функционирование двух типов генов-регуляторов развития: гомеобокс-содержащих и генов с MADS-

боксом. *Гомеобокс-содержащие гены* определяются по наличию характерной последовательности ДНК из приблизительно 180 пар нуклеотидов (гомеобокса), кодирующей гомеодомен — консервативный участок ряда транскрипционных факторов (Reiser et al., 2000). Первым клонированным геном растений, кодирующим гомеодомен-содержащий белок, был *KNOTTED1 (KNI)* кукурузы. Мутация *knotted 1* приводит к тому, что ген *KNI* начинает экспрессироваться в несоответствующее время и не в том месте. У мутантов *kn1* вокруг уже дифференцированных клеток листа появляются группы клеток, которые еще продолжают делиться. Группы делящихся клеток, расположенные вдоль сосудистых элементов по всей листовой пластинке, образуют так называемые узлы (knots). Позднее было обнаружено целое семейство генов, подобных *KNI*, названное *KNOX (KNOTTED1-like HOMEOBOX)*. Сверхэкспрессия генов семейства *KNOX* также искажает развитие листа.

Среди *KNOX*-генов растений наиболее детально исследована большая группа, участвующая в регуляции деятельности апикальной меристемы побегов и развитии листьев: *KNI* и *RS1* кукурузы; *KNAT1*, *KNAT2* и *STM* арабидопсиса; *HvKNOX3* ячменя и *OSH1* риса. Гены *KNI*, *STM* и их функциональные аналоги отвечают за поддержание деления клеток меристем, репрессируя их дальнейшую дифференцировку. Эти гены экспрессируются в апикальных меристемах побегов, а также во флоральных меристемах.

*Гены, содержащие MADS-боксы* получили свое название по начальным буквам четырех генов: *MCM1* дрожжей, *AG* арабидопсиса, *DEF* львиного зева и *SRF* млекопитающих. К генам, содержащим MADS-боксы, относятся, в частности, *AG*, *DEF*, *API* и *AP3*, *TFL1*, *PI*. Гены этого типа регулируют флоригенез и определяют судьбу клеток в семяпочке; их экспрессия выявлена в зародыше, корнях и листьях (Bodt et al., 2003). К MADS-генам относится большинство гомеозисных генов растений, в частности гены идентичности органов цветка. Возникновение новых органов в эволюции растений, например семяпочек и семян, сопровождалось появлением новых подсемейств именно MADS-генов.

Непосредственный контроль развития органов и тканей растения осуществляют *транскрипционные факторы* (ТФ) — белки, которые после перемещения в ядро, регулируют транскрипцию, специфически взаимодействуя с ДНК либо с другими белками, которые могут образовывать комплекс белок-ДНК. ТФ обеспечивают снижение (репрессоры) или повышение (активаторы) константы связывания РНК-полимеразы с регуляторными последовательностями регулируемого гена. Именно ТФ отвечают за селективность и специфичность генной регуляции в различных клетках и тканях растительного организма. В процессе клеточной дифференцировки именно появление нового ТФ является сигналом для активации (или подавления) транскрипции генов на определенной стадии морфогенеза и появления необходимых генных продуктов. У арабидопсиса выявлено более 1600 тран-

скрипционных факторов, которые обычно классифицируют по строению ДНК-связывающих доменов (Riechmann, 2002).

Активность генов зависит не только от факторов транскрипции, специфичных для данного гена, но также от целого комплекса белков, способных прямо или косвенно влиять на структуру хроматина, в котором находится ген (Lusser, 2002). Поэтому у эукариотов важные аспекты развития находятся также и под *эпигенетическим контролем*. Ген функционирует в некой среде, которая не может не оказывать влияние на характер его экспрессии. И, в зависимости от внешних условий, состояния хроматина, модификаций ДНК и ее транскриптов, будет реализовываться информация, заключенная в геноме. *Эпигенетика* рассматривает изменения морфологического или молекулярного фенотипа без изменений кодирующих или промоторных областей гена. Эпигенетика изучает стабильные, передаваемые в длинном ряду клеточных делений и даже в ряду поколений изменения уровня экспрессии генов, не связанные с изменениями последовательности нуклеотидов в ДНК (Медведев, Шарова, 2009). Эпигенетический статус организма определяется характером и уровнем метилирования ДНК, посттрансляционными модификациями гистонов, присутствием изоформ гистонов и характером укладки хроматина (Valliant, Paszkowski, 2007). Одним из процессов морфогенеза, который характеризуется строго эпигенетическим уровнем регуляции, является вернализация (яровизация), т.е. процесс формирования флорального стимула у озимых форм растений, способствующий последующему ускорению их развития и зацветанию (Dennis, Peacock, 2007).

Очень важную роль в регуляции работы генов могут играть молекулы *малых РНК*. В 2006 г. авторам открытия малых РНК А. Fire и К. Mello была присуждена Нобелевская премия. Эти небольшие РНК (19-24 нуклеотидов) способны изменять эффективность экспрессии генов, влияя на стабильность транскриптов и скорость их трансляции. Малые РНК делятся на два класса: малые интерферирующие РНК (siRNA) и микроРНК (miRNA). *SiRNA* способны осуществлять направленную деградацию или блокировать трансляцию РНК определенной последовательности и участвовать, таким образом, в защите генома от вирусов (Mlotshwa et al. 2008) и транспозонов (Lisch, 2009).

К *микроРНК* относятся эндогенные, закодированные на собственных генах РНК, которые не кодируют белки и играют ключевую роль в подавлении экспрессии генов или путем расщепления транскриптов этих генов, или за счет блокирования трансляции мРНК (Reihart et al., 2002; Palatnik et al., 2003). Таким способом микроРНК могут контролировать уровень экспрессии почти половины известных генов, кодирующих синтез факторов транскрипции. МикроРНК могут передаваться по симпласту от клетки к клетке, а также передвигаться по флоэме на большие расстояния. В каждом растении содержатся сотни (!) различных микроРНК.

МикроРНК могут являться своеобразными “переключателями” программы развития клетки. Как только в клетке синтезируются микроРНК, (вызывающие деградацию соответствующих мРНК) это приводит к изменению судьбы данной клеточной линии. Ярким примером участия микроРНК в регуляции развития растений может служить глушение *miR172* флорального гена *APETALA2* в примордиях плодолистиков и тычинок. МикроРНК принимают участие в регуляции эмбриогенеза и формирования семени, морфогенеза листа и корня, пролиферации клеток в меристемах и формирования органов цветка, трансдукции гормональных сигналов (Mallory, Vaucheret, 2006; Chuck, 2009).

В регуляции процессов дифференцировки и развития важная роль принадлежит генам, которые содержат промоторы, чувствительные и специфичные к фитогормонам и таким факторам внешней среды, как свет и температура. *Фитогормоны* являются наиболее интегральными химическими сигналами состояния окружающей клетку среды (Медведев, Шарова, 2009). Гормоны могут оказывать влияние на экспрессию ряда генов уже через 2–3 мин. Такая высокая скорость активации генов возможна только в том случае, когда имеются соответствующие транскрипционные факторы. Гены, экспрессия которых стимулируется предсуществующими факторами транскрипции, называют генами первичного ответа, или ранними генами. Весь набор белков, необходимый для экспрессии ранних генов, в момент воздействия гормона в клетке уже имеется. Гены первичного ответа кодируют белки, регулирующие транскрипцию генов вторичного ответа (так называемых поздних генов), необходимых для формирования длительных ответных реакций на гормон.

Специфичность к гормону зависит от консервативной последовательности нуклеотидов в промоторе соответствующих генов первичного ответа. В промоторной зоне гена *GH3*, например, идентифицирован ИУК-индуцируемый элемент — TGTCTC, с которым специфически связывается ауксин-зависимый фактор транскрипции ARF1.

Следует отметить, что гормональная система растений менее специализирована по сравнению с животными. У растений гормоны могут действовать непосредственно в том месте, где они образуются. Несмотря на полифункциональность, действие каждого из фитогормонов специфично и определяется типом тканей и клеток, на которые действует гормон, как говорят, их “компетентностью”. В регуляции одного и того же процесса может принимать участие несколько фитогормонов. Ауксин и его полярные потоки являются основой для разметки плана строения и формирования органов растения. Индолуксусная кислота и цитокинины регулируют пролиферацию клеток, гиббереллины являются одним из основных факторов регуляции цветения, абсцизовая кислота контролирует процессы покоя, а этилен — созревания и старения растений.

*Работа поддержана грантом РФФИ 08-04-00566.*

## Литература

1. *Coen E.S.* The role of homeotic genes in flower development and evolution // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1991, **42**: 241–279.
2. *Alvarez-Buylla E. R., Benitez M., Davila E. B., Chaos A., Espinosa-Soto C., Padilla-Longoria P.* Gene regulatory network models for plant development // *Current Opinion in Plant Biology.* 2007, **10**: 83–91.
3. *Zhu T., Budworth P., Han B., Brown D., Chang H-S., Zou G., Wang X.* Toward elucidating the global gene expression patterns of developing Arabidopsis: Parallel analysis of 8300 genes by a high-density oligonucleotide probe array // *Plant Physiol. Biochem.* 2001, **39**: 221–242
4. *Reiser L., Sanchez-Baracaldo P., Hake S.* Knots in the family tree: evolutionary relationships and functions of *knox* homeobox genes // *Plant Molecular Biology.* 2000, **42**: 151–166.
5. *De Bodt S., Raes J., Van de Peer Y., Theissen G.* And then there were many: MADS goes genomic // *TRENDS in Plant Science.* 2003, **8**: 475–483.
6. *Riechmann J.L.* Transcriptional Regulation: a Genomic Overview. *The Arabidopsis Book.* 2002. American Society of Plant Biologists. P. 1–46.
7. *Lusser A.* Acetylated, methylated, remodeled: chromatin states for gene regulation // *Current Opinion in Plant Biology.* 2002, **5**: 437–443.
8. *Медведев С.С., Шарова Е.И.* Биология развития растений. Том 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. Изд-во СПбГУ. 2009. 247 с.
9. *Vaillant I., Paszkowski J.* Role of histone and DNA methylation in gene regulation // *Current Opinion in Plant Biology.* 2007, **10**: 528–533.
10. *Dennis E. S., Peacock W.J.* Epigenetic regulation of flowering // *Current Opinion in Plant Biology.* 2007, **10**: 520–527.
11. *Mlotshwa S., Pruss G.J., Vance V.* Small RNAs in viral infection and host defense // *Trends in Plant Science.* 2008, **13**: P. 375–382.
12. *Lisch D.* Epigenetic regulation of transposable elements in plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2009, **60**: 43–66.
13. *Reinhart B.J., Weinstein E.G., Rhoades M.W., Bartel B., Bartel D.P.* MicroRNAs in plants // *Genes Dev.* 2002, **16**: C. 1616–1626.
14. *Palatnik J.F., Allen E., Wu X., Schommer C., Schwab R., Carrington J.C., Weigel D.* Control of leaf morphogenesis by microRNAs // *Nature.* 2003, **425**: 257–263.
15. *Chuck G., Candela H., Hake S.* Big impacts by small RNAs in plant development // *Current Opinion in Plant Biology.* 2009, **12**: 81–86.
16. *Mallory A.C., Vaucheret H.* MicroRNAs: something important between the genes. *Current Opinion in Plant Biology* 2004, **7**: 120–125.

## Резюме

Проанализирован ряд принципов и механизмов, лежащих в основе генетической, эпигенетической и гормональной регуляции онтогенеза и морфогенеза растений.

Проаналізовано низку принципів і механізмів, що лежать в основі генетичної, епігенетичної і гормональної регуляції онтогенезу і морфогенезу рослин.

Some principles and mechanisms underlying the genetic, epigenetic and hormonal regulation of plant ontogenesis and morphogenesis were analyzed.

УРУСОВ В.М.<sup>1</sup>, ВРИЩ Д.Л.<sup>1</sup>, ВАРЧЕНКО Л.И.<sup>2</sup>, ПЕТРОПАВЛОВСКИЙ Б.С.<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>Ботанический сад-институт ДВО РАН,

Россия, 690024, Владивосток, ул. Маковского, 142, e-mail: petrop5@mail.ru;

<sup>2</sup>Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,

Россия, 690041, Владивосток, ул. Радио, 7, e-mail: semkin@tig.dvo.ru

## К ЭВОЛЮЦИИ БИОТЫ В БЕРЕГОВОЙ ЗОНЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ

Нас особенно интересуют микро- и макроэволюционные процессы на берегах дальневосточных морей, где широкое формовое разнообразие сосудистых растений часто представляет практический интерес (например, карликовый вечнозеленый рододендрон, эндемичные крупноцветковые тимьяны и эдельвейсы у оз. Благодатное в береговой зоне Сихотэ-Алинского государственного заповедника в Приморье, крупноплодные *Jonicera edulis* ssp. *kamtschatica* на п-ове Большой Нос у подножия вулкана Атсонупури на о-ве Итуруп и в северном углу Озерновского залива на северо-востоке Камчатки, крупноплодные формы *Rosa rugosa* на о-ве Фуругельма (юг Приморья), *Vaccinium jatoibe* (Итуруп), крупношишечные формы кедрового стланика в Сахалинской и Магаданской областях и др. Это разнообразие перетекает в эндемичные расы (var.), подвиды (ssp.), например, можжевельников (Урусов, 1981) и виды (sp.) не только у сосудистых растений. Общеизвестный меланизм у животных тоже выражен именно здесь. Зонирование морского влияния позволило установить сложность и результативность эволюционных преобразований именно в первой подзоне (Майоров, Урусов, Варченко и др., 2009). Первая подзона — подзона эдафических, экосистемных и динамических мозаик — наиболее приближена к береговой черте (даже на первые десятки метров) и находится под наиболее сложным влиянием акватории как на микроклимат, эдаптопы и экотопы, так и динамику береговой линии и эволюцию биоты. Это не только современная полоса заплеска, но и ее реликты, отстоящие от сегодняшней береговой черты иногда на 10–20–40 км, сложившиеся при более высоком — даже на 4 м — стоянии уровня Мирового океана 3,5 тыс. л.н. в суббореале и около 6 тыс. л.н. в атлантике. Экосистемы зоны заплеска в ее широком понимании физиономически определяются не только супралиторальными видами, но и видами реликтовых береговых степей и предстепей Дальнего Востока России (ДВР). А поэтому к колосняку, осоке большоголовья, мертензии, хоризису, *Rosa maximowicziana*, *R. rugosa*, *R. rugosa* x *R. davurica*, эндемам супралиторали, включая *Oxytrohis*, *Artemisia*, *Dendranthema*, *Leontopodium*, *Thymus*, добавляются злаково-разнотравно-пыльнично-тимьяновые фрагменты реликтовых степей, видимо, с *Celastrus orbiculata*, *Fraxinus sieboldiana*, *F. densata*, *F. stenopterus*. И все же оригинальность биоты 1-й подзоны связана в основном с полосой шириной в 0,5–1,5 км.

### Материалы и методы

Материалы и методы относятся к сфере генэкологических исследований, выполненных авторами в береговой полосе и отчасти на верхней границе растительности в горах Приморья и Сахалина. Обращено внимание