

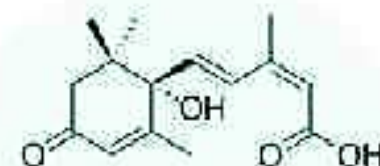
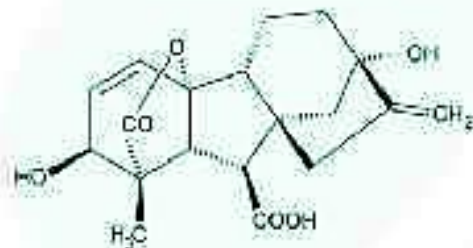
A close-up photograph of a flowering plant with several white, star-shaped flowers. The flowers have five long, narrow petals and a central greenish-yellow center. The background is filled with dark green, glossy leaves. The text «Неклассические гормоны» is overlaid in the center in a stylized orange font with a white outline.

«Неклассические гормоны»

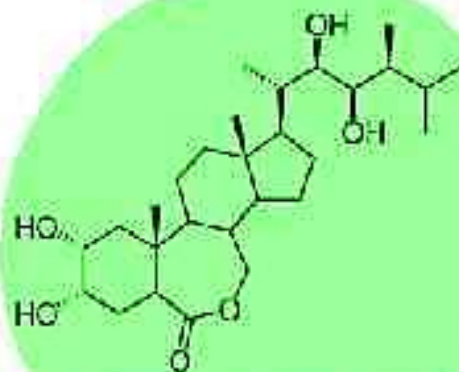
Фитогормоны, – старожилы и неопиты..
Old timers and Newcomers..



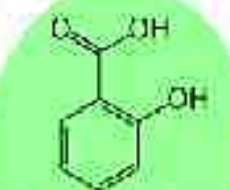
Gibberellins



Abscisic Acid



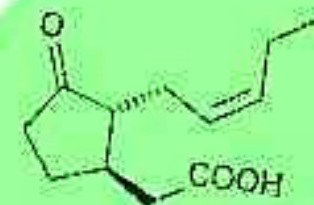
Brassinosteroids



Salicylates

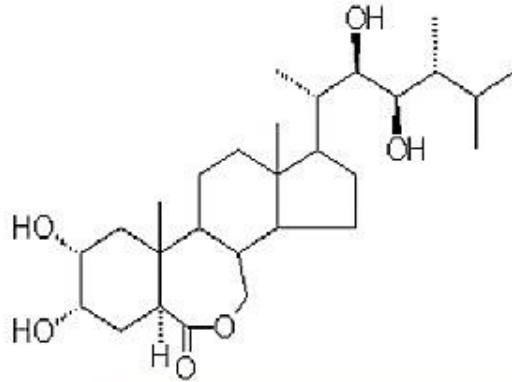


Strigolactones



Jasmonates

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

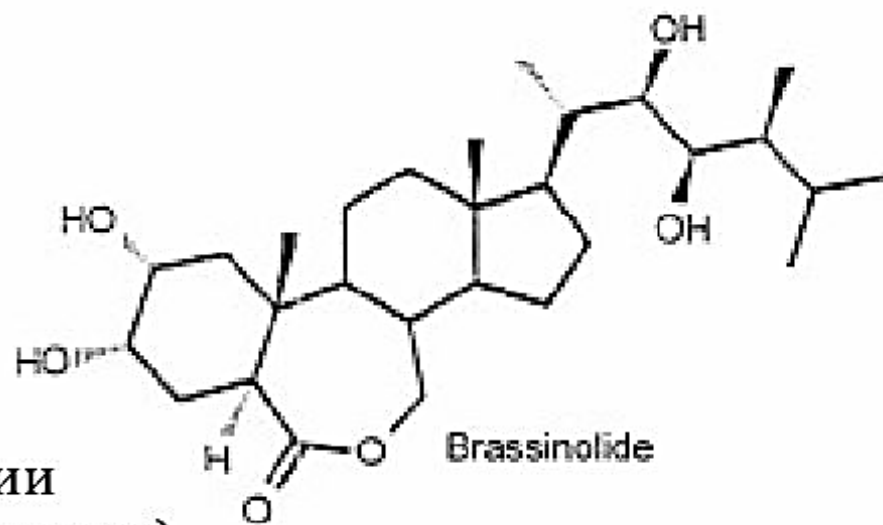
Формирование урожая

Устойчивость



К группе стероидов относятся гормоны растений – brassinостероиды.

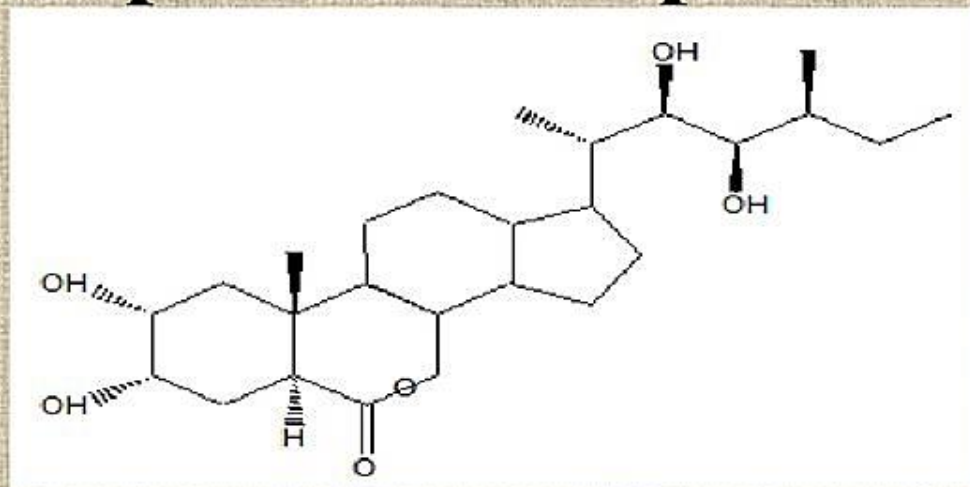
Догадка о возможном присутствии в растениях гормональных веществ стероидной природы (по аналогии со стероидными гормонами животных) была высказана еще в 30-40-е годы XX в.



Выделить физиологически активные стероиды из растений долгое время не удавалось, однако эти попытки не прекращались, и в 1979 г. Гроув с соавторами обнаружили, что масляный экстракт из пыльцы рапса (*Brassica napus*) стимулировал рост проростков в длину.

Из 10 кг пыльцы рапса было выдано 4 мг действующего вещества, которое оказалось стероидным соединением.

Брассиностероиды



Брассиностероиды

Торможение старения листьев

Повышение устойчивости к неблагоприятным факторам среды (засуха, холод, высокая температура и т. д.)

Стимуляция индукции некоторых гормонов, ферментов нуклеинового обмена

Стимуляция роста листьев и корней

Повышение урожая семян

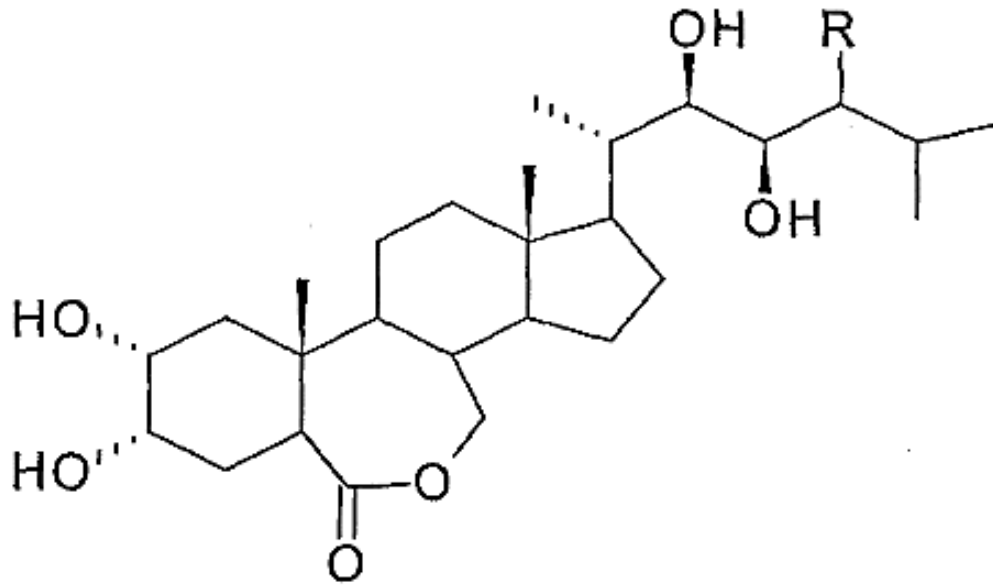
Увеличение интенсивности фотосинтеза

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В РАСТЕНИЯХ

Концентрация brassиностероидов наиболее высока в молодых тканях:

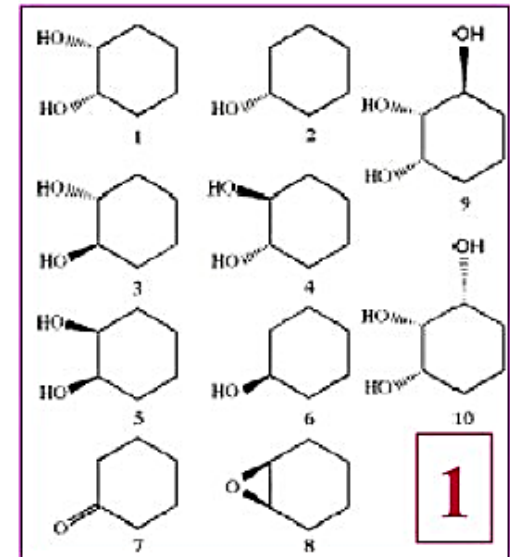
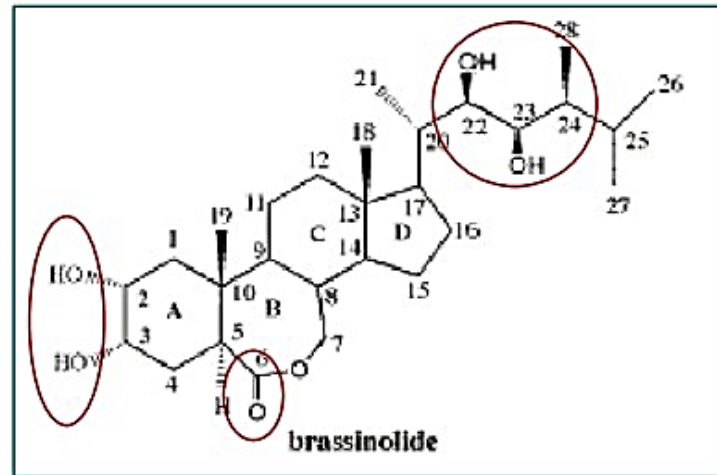
- **этиолированных проростках,**
- **меристемах,**
- **флоральных примордиях,**
- **развивающейся пыльце**

Брассиностероиды являются стероидными фитогормонами, близкими по строению к экдистероидам. Способствуют росту растений путём стимуляции деления клеток.

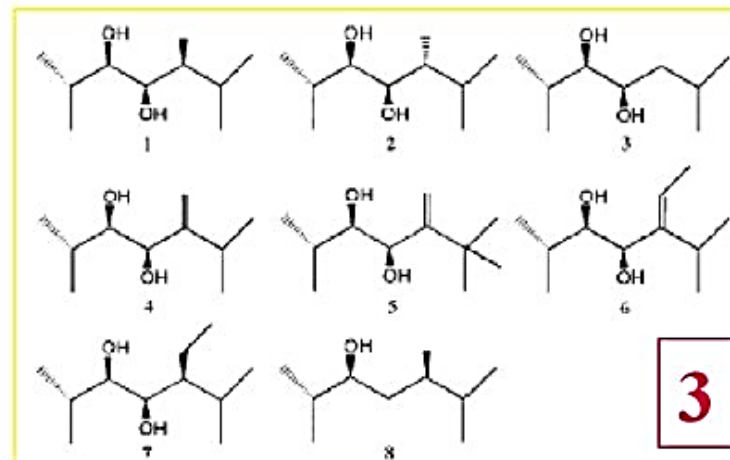


Структура брассиностероидов

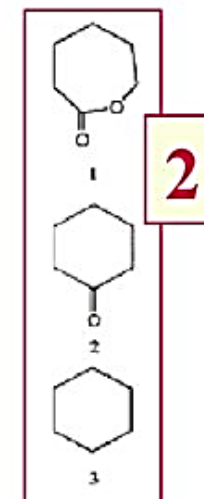
brassinolide (BL)	1:1:1
castasterone (CS)	1:2:1
28-norbrassinolide (28-norBL)	1:1:3
28-norcastasterone (28-norCS)	1:2:3
6-deoxy-28-norCS	1:3:3
1 β -hydroxyCS (1 β -OH-CS)	9:2:1
3-epi-1 α -OH-CS	10:2:1
2-epiCS	4:2:1
3-epiCS	3:2:1
2,3-diepiCS	5:2:1
2-deoxyBL	2:1:1
typhasterol (TY)	2:2:1
teasterone (TE)	6:2:1
3-dehydroteasterone (3DT)	7:2:1
6-deoxyCS	1:3:1
3-epi-6deoxyCS	3:3:1
6-deoxyTY	2:3:1
6-deoxyTE	6:3:1
6-deoxy3DT	7:3:1
secasteron (SE)	8:2:1
cathasterone (CT)	6:2:8
6-deoxyCT	6:3:8
24-epiBL	1:1:2
24-epiCS	1:2:2
3,24-diepiCS	3:2:2
6-deoxy-24-epiCS	1:3:2
dolicholide (DL)	1:1:4
dolichosterone (DS)	1:2:4
6-deoxyDS	1:3:4
28-homoCS	1:2:7
28-homoTY	2:2:7
28-homoTE	6:2:7
28-homoDL	1:1:6
28-homoDS	1:2:6
6-deoxy-28-homoDS	1:3:6
25-methylDS (25-Me-DS)	1:2:5
2-epi-25-Me-DS	4:2:5
2,3-diepi-25-Me-DS	5:2:5
2-deoxy-25-Me-DS	2:2:5
3-epi-2-deoxy-25-Me-DS	6:2:5
6-deoxy-25-Me-DS	1:3:5



Вариации в кольце А



Вариации боковой цепи



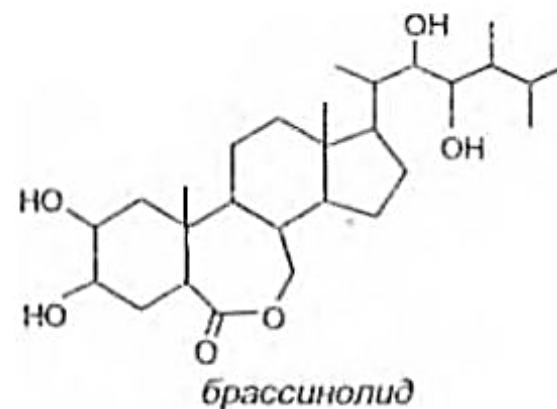
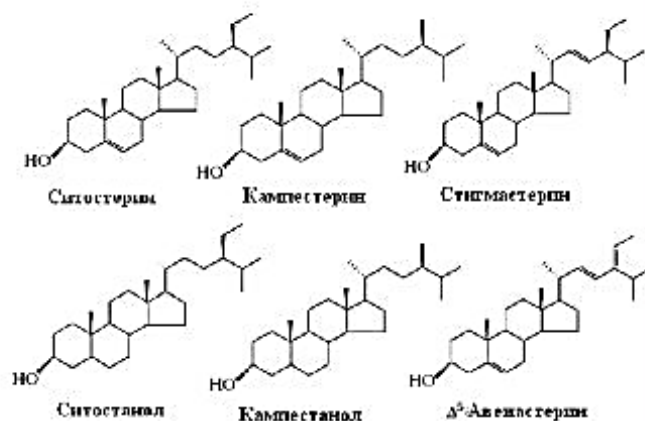
Вариации в
кольце В

Биосинтез brassinosterоидов идет по мевалонатному пути и включает общие для других терпеновых соединений стадии.

Первым специфическим продуктом, из которого происходит биосинтез остальных brassinosterоидов, является 2,4-метилэнхолестерол, превращающийся в кампестерин и кампестанол.

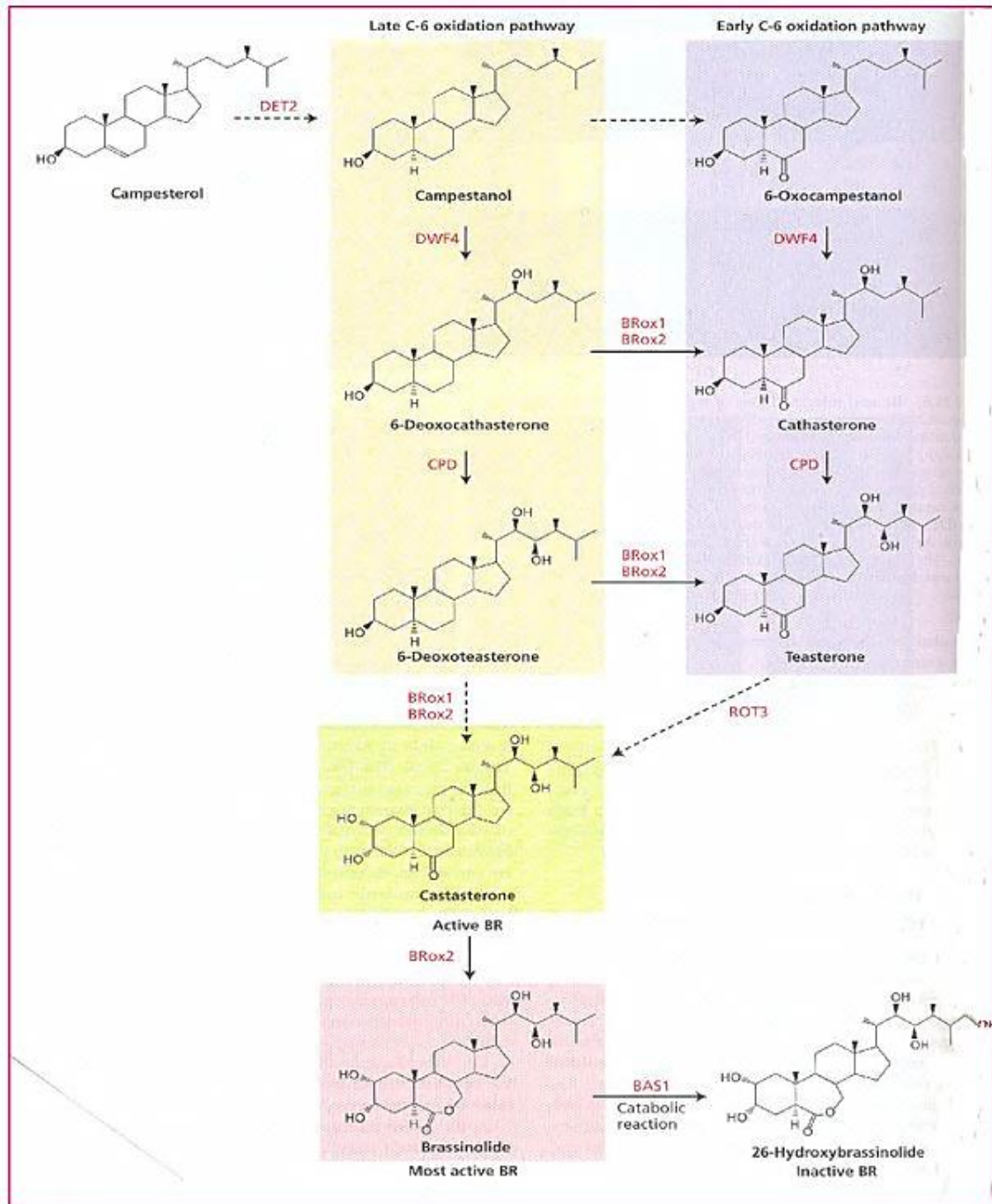
От кампестанола расходятся две параллельные ветви биосинтеза, часто одновременно сосуществующие в растительных клетках: с ранним и с поздним окислением в С-6 положении.

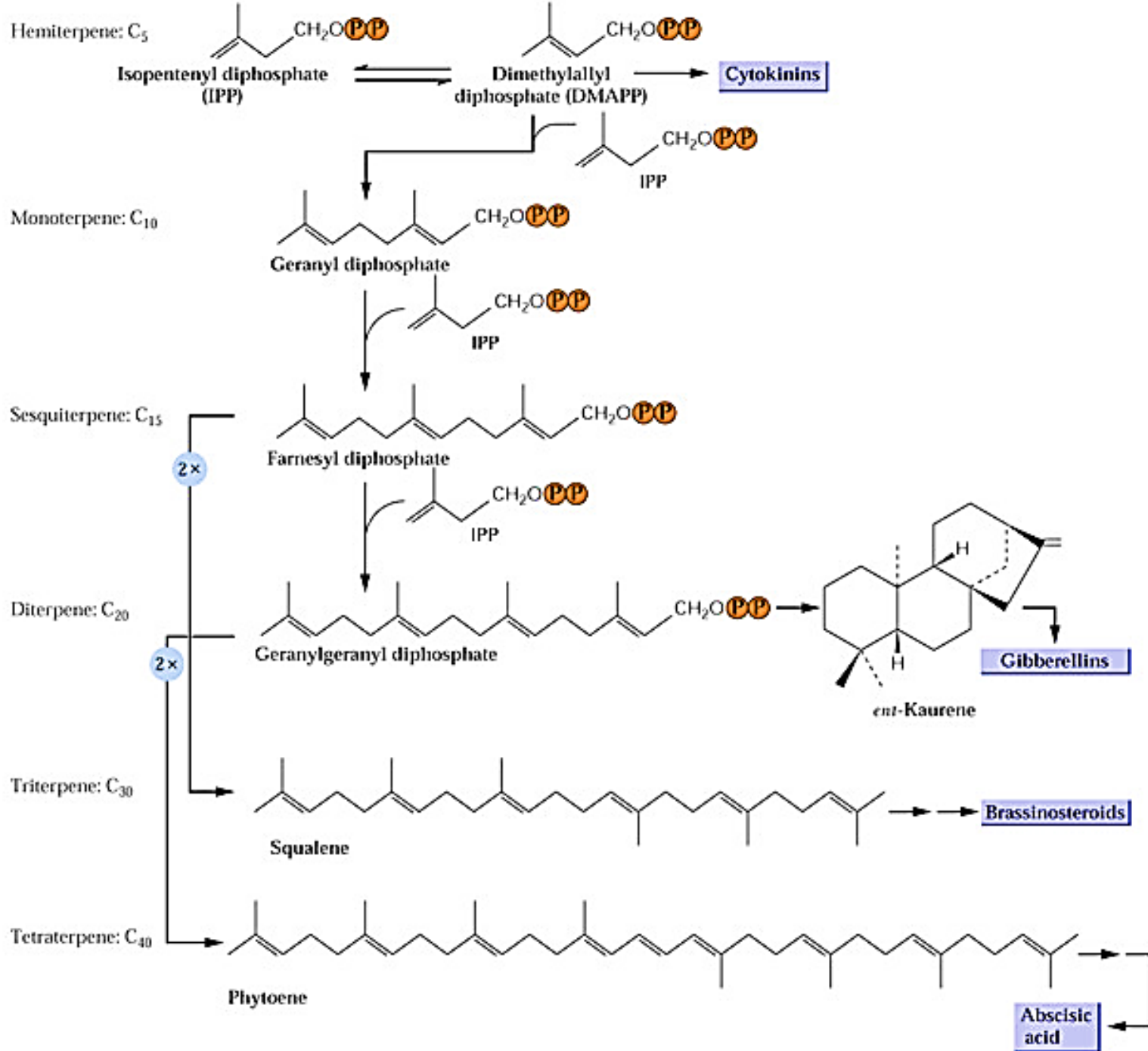
В итоге обе ветви биосинтеза заканчиваются brassинолидом – физиологически активным brassinosterоидом.



Синтез брасиностероидов

Существуют
альтернативные пути
синтеза – «позднее» и
«раннее» окисление по
С6...





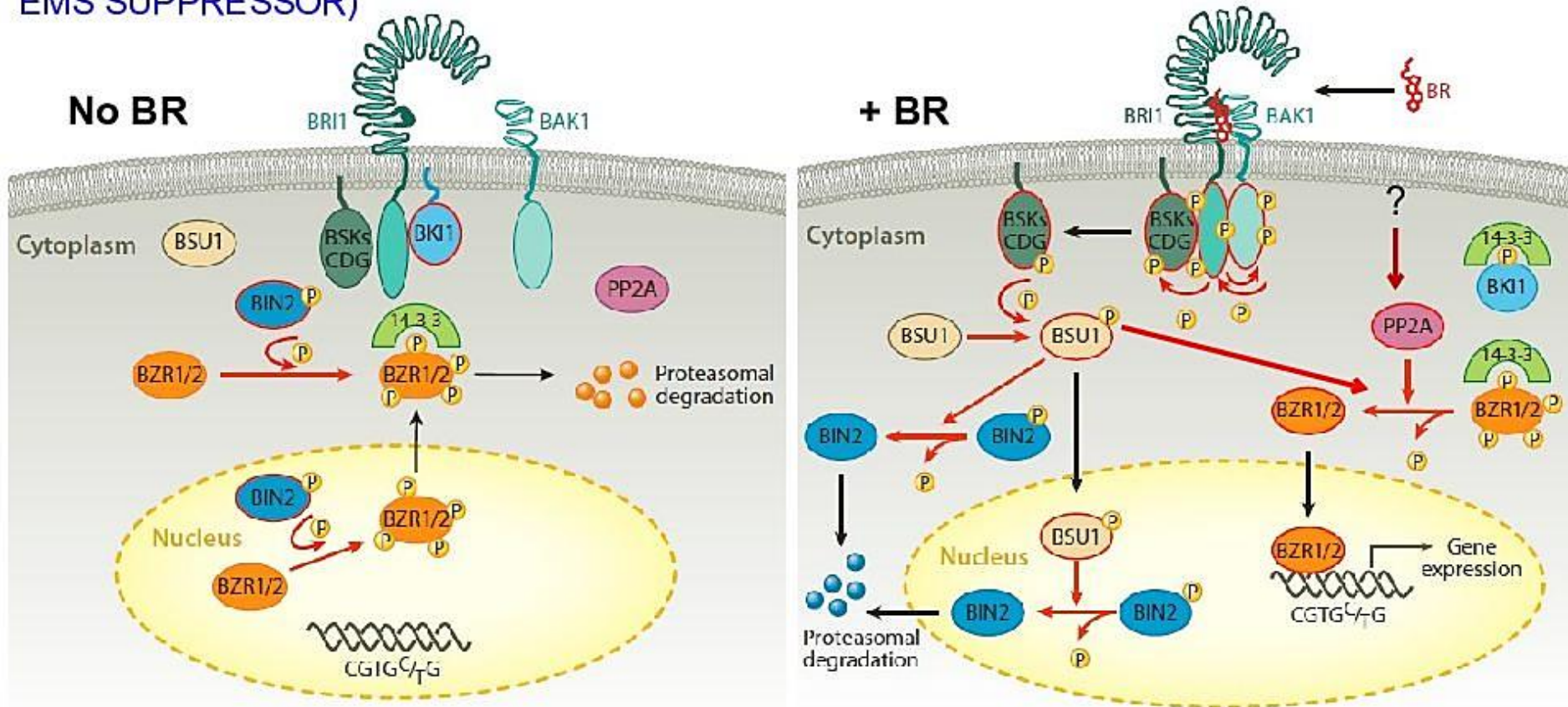
Сигналинг брассиностероидов

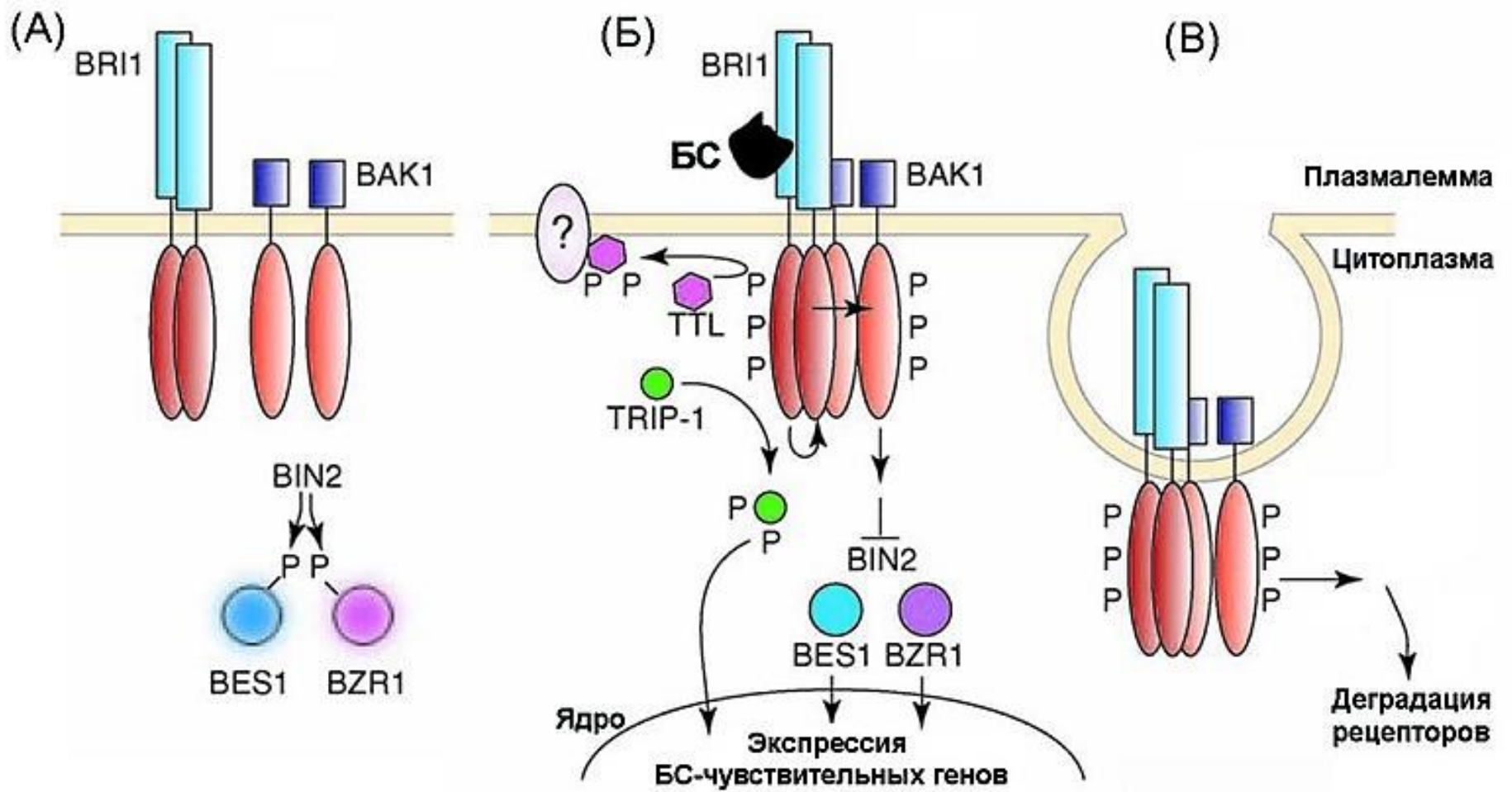
Рецепторы: гетеродимер Ser-Thr киназ BRI1 и BAK1

Компоненты сигнального каскада:

- Ингибитор протеинкиназ BKI1 (BRI1 KINASE INHIBITOR 1)
- Мембран-связанные протеинкиназы BSK (BR-SIGNALING KINASE) и CDG1 (CONSTITUTIVE DIFFERENTIAL GROWTH 1)
- Протеинфосфатазы семейства PP1 - BSU1 (BRI1-SUPPRESSOR 1) и семейства PP2A
- Цитозольная протеинкиназа BIN2 (BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 2)
- Белки семейства 14-3-3 - фосфопептид-связывающие белки

Транскрипционные факторы: BZR1 (BRASSINAZOLE RESISTANT) и BES1/BZR2 (BRI1-EMS SUPPRESSOR)





Передача брассиностероидного сигнала (Johnson, Ingram, 2005).

(A) - Неактивное состояние рецепторного комплекса;

(Б) - Рецепция БС-сигнала и передача его в ядро;

(B) - Протеолитическое разрушение рецепторного комплекса.

P - остаток фосфата

Ключевым элементом в ходе трансдукции БС-сигнала является протеинкиназа BIN2 (BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE), которая является негативным регулятором процессов, следующих после рецептора BRI1.

Протеинкиназа BIN2 взаимодействует с белками – BZR1 (BRASSINASOLE RESISTANT1) и BES1 (BRI1- Ethyl methane sulphonate-SUPPRESSOR1), которые функционируют как позитивные регуляторы БС-сигнала и обладают способностью контролировать экспрессию БС-зависимых генов.

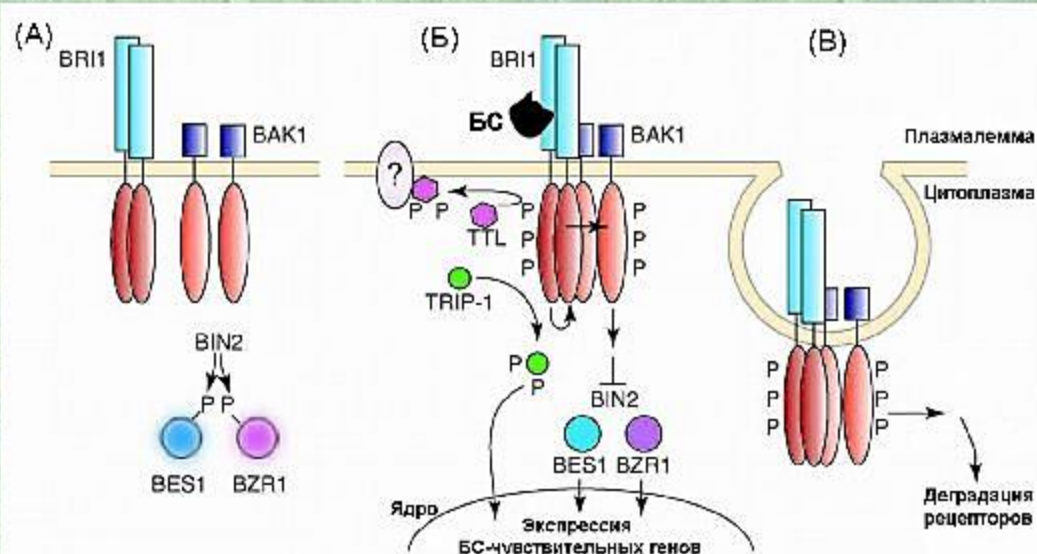
(А) В отсутствии brassinosterоидов белки BZR1 и BES1 фосфорилируются киназой BIN2, что делает их мишенями для деградации в 26S протеасомах.

(Б) При связывании brassinолида с рецепторным комплексом происходит образование димера BRI1-BAK1 и последующая активация этих рецепторных киназ посредством их трансфосфорилирования. Это приводит к подавлению негативного регулятора BIN2.

Дальнейшая передача БС-сигнала осуществляется белками BES1 и BZR1, которые перемещаются в ядро и функционируют, как активатор и репрессор (соответственно) БС-зависимых генов.

(В) После рецепции и передачи БС-сигнала происходит удаление рецепторного комплекса из плазматической мембраны эндоцитозом, сопровождающееся его протеолизом

Выявлены десятки генов, чувствительные к БС, которые контролируют биосинтез элементов клеточной стенки и цитоскелета, синтез гормонов и их сигналинг (в особенности ауксина), мишенью для БС может являться вакуолярная H⁺-АТРаза



Передача brassinosterоидного сигнала (Johnson, Ingram, 2005).

(А) - Неактивное состояние рецепторного комплекса;

(Б) - Рецепция БС-сигнала и передача его в ядро;

(В) - Протеолитическое разрушение рецепторного комплекса.

P - остаток фосфата.

Действие brassinolidов

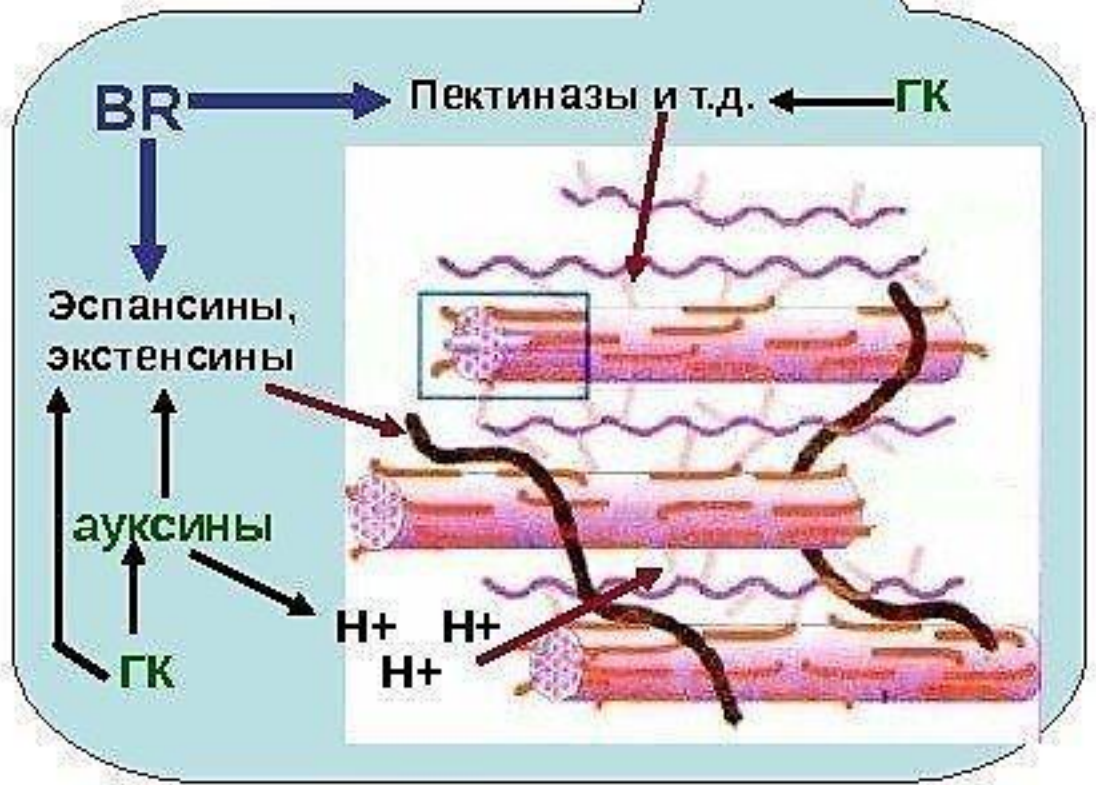
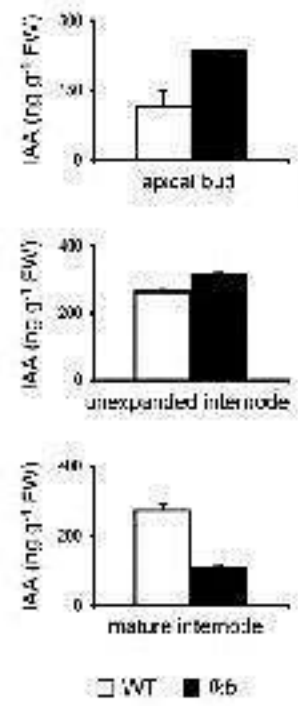
- Усиливают растяжение проростков, но медленнее ауксинов (начало через 30 минут, длительность 1,5 – 2 часа, для ауксинов – 10 мин. и 30 -45 мин). Синергизм действия с ауксинами. .
- На молекулярном уровне эффект обусловлен активацией генов ксилоглюкан-эндотрансгликозилаз (КсЭТ). Если ауксины запускают процесс растяжения, то brassinosteroidы важны для его длительного поддержания.
- Частичная и полная мужская стерильность при недостаточности brassinosteroidов. У многих растений, мутантных по генам биосинтеза brassinosteroidов, тычиночные нити не достигают нужной длины, достаточной для самоопыления. Но даже в том случае, когда пыльцевые зерна попадают на поверхность рыльца, рост пыльцевой трубки существенно замедлен.
- Brassinosteroidы взаимодействуют не только с ауксинами, но и с гиббереллинами, усиливая растяжение клеток.
- Обсуждают участие brassinosteroidов при передаче световых сигналов и "переговоры" путей фоторецепции и brassinosteroidов.
- Brassinosteroidы регулируют процессы клеточной дифференцировки. У мутантов *bri 1* нарушено формирование столбчатого мезофилла. Кроме того, уменьшено количество проводящих элементов ксилемы. Brassinolidы регулируют вторичный запуск синтеза ФАЛ и ГКК с дальнейшей сильной лигнификацией и программированной гибелью клеток.
- Действие на корневую систему brassinosteroidов и ауксинов противоположно: если ауксины стимулируют образование боковых корней, то brassinosteroidы ингибируют их образование.
- В больших дозах brassinosteroidы сдерживают рост и повышают устойчивость к неблагоприятным внешним факторам (перегреву, заморозкам, засухе, инфекции).

ДЕЙСТВИЕ БРАССИНОСТЕРОИДОВ НА ПРОРОСТКИ ФАСОЛИ

- обработка brassinosterоидами стимулирует увеличение длины и толщины второго междоузлия проростков фасоли, усиливая как деление, так и растяжение клеток.
- обработанные растения фасоли в дальнейшем отличались увеличенными размерами всех органов и повышенным сбором семян.



Брассиностероиды



ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

БС рассматриваются как одна из наиболее перспективных групп фитогормонов для растениеводства

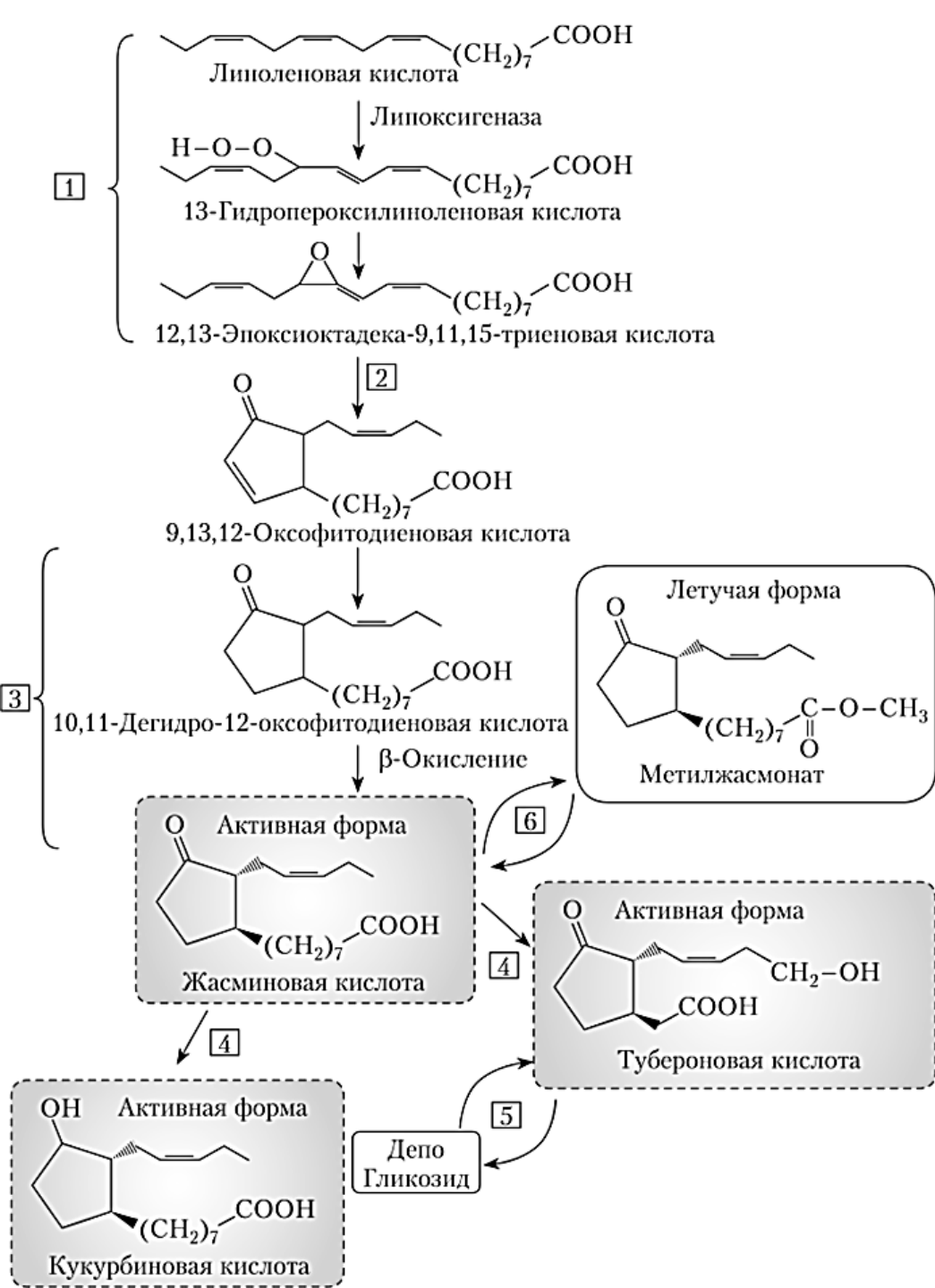


Чубушник – род кустарников из семейства Гортензиевые. В России часто этот кустарник неправильно называют жасмином за выраженный сладкий аромат цветков у некоторых видов.



Жасмин – род вечнозелёных кустарников из семейства Маслиновые. Не следует путать его с кустарником чубушник. Представители рода встречаются в тёплом поясе обоих полушарий, включая субтропики.





Биосинтез жасминовой кислоты начинается в пластидах с окисления алиноленовой кислоты, которая освобождается из мембранных липидов (1), и образования первого циклического метаболита 9,13,12-оксофитодиеновой кислоты (2). В результате восстановления циклопентенонового кольца и укорочения боковой цепи после трех циклов [3-окисления из 9,13,12-оксофитодиеновой кислоты в глиоксисомах или пероксисомах образуется жасминовая кислота (3). После синтеза жасминовая кислота может метилироваться, превращаясь в физиологически активный метилжасминат (6), кукурбиновую и тубероновую кислоты (4) или присоединяя глюкозу, и переходить в неактивную запасную форму (5).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

1. Ингибирует ростовые процессы и способствует переходу в состояние покоя

Жасминовая кислота + АБК = синергизм

Жасминовая кислота:

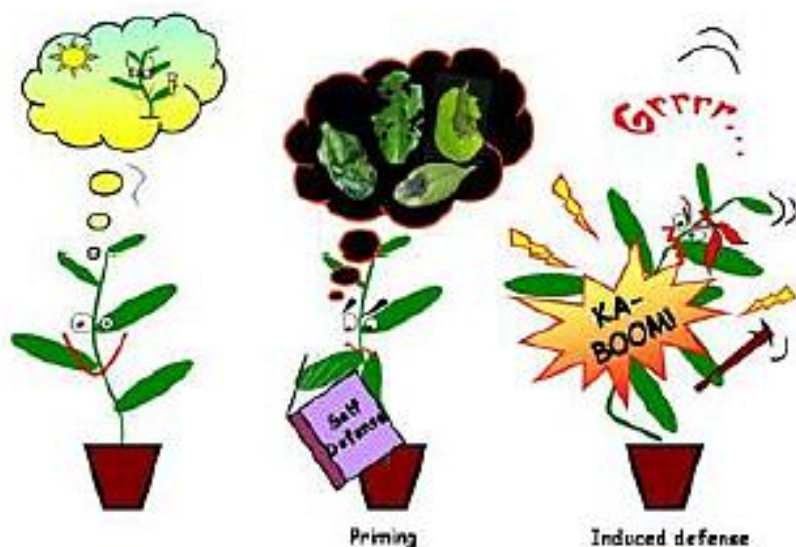
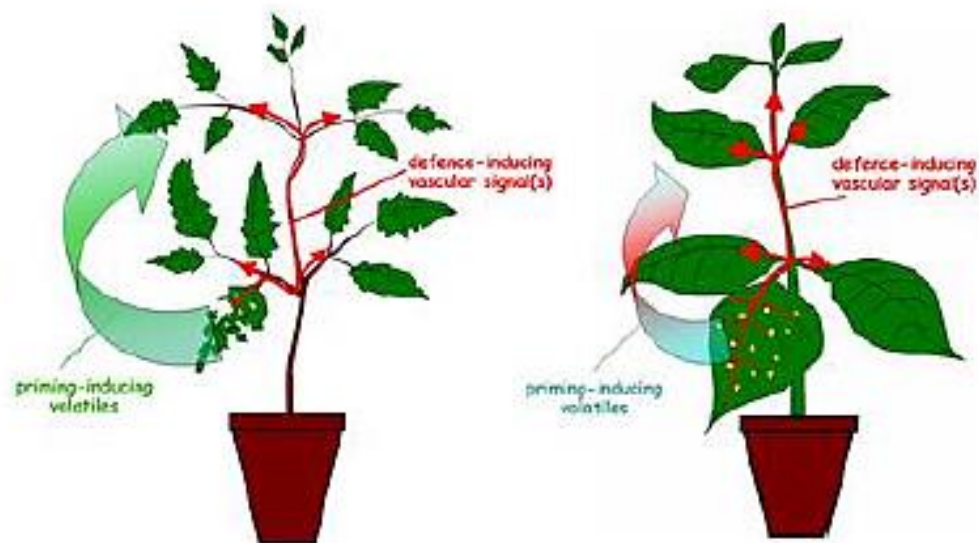
- подавляет биосинтез белка;
- способствует закрыванию устьиц;
- вызывает хлороз листьев

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

2. Усиливает реакции иммунного ответа



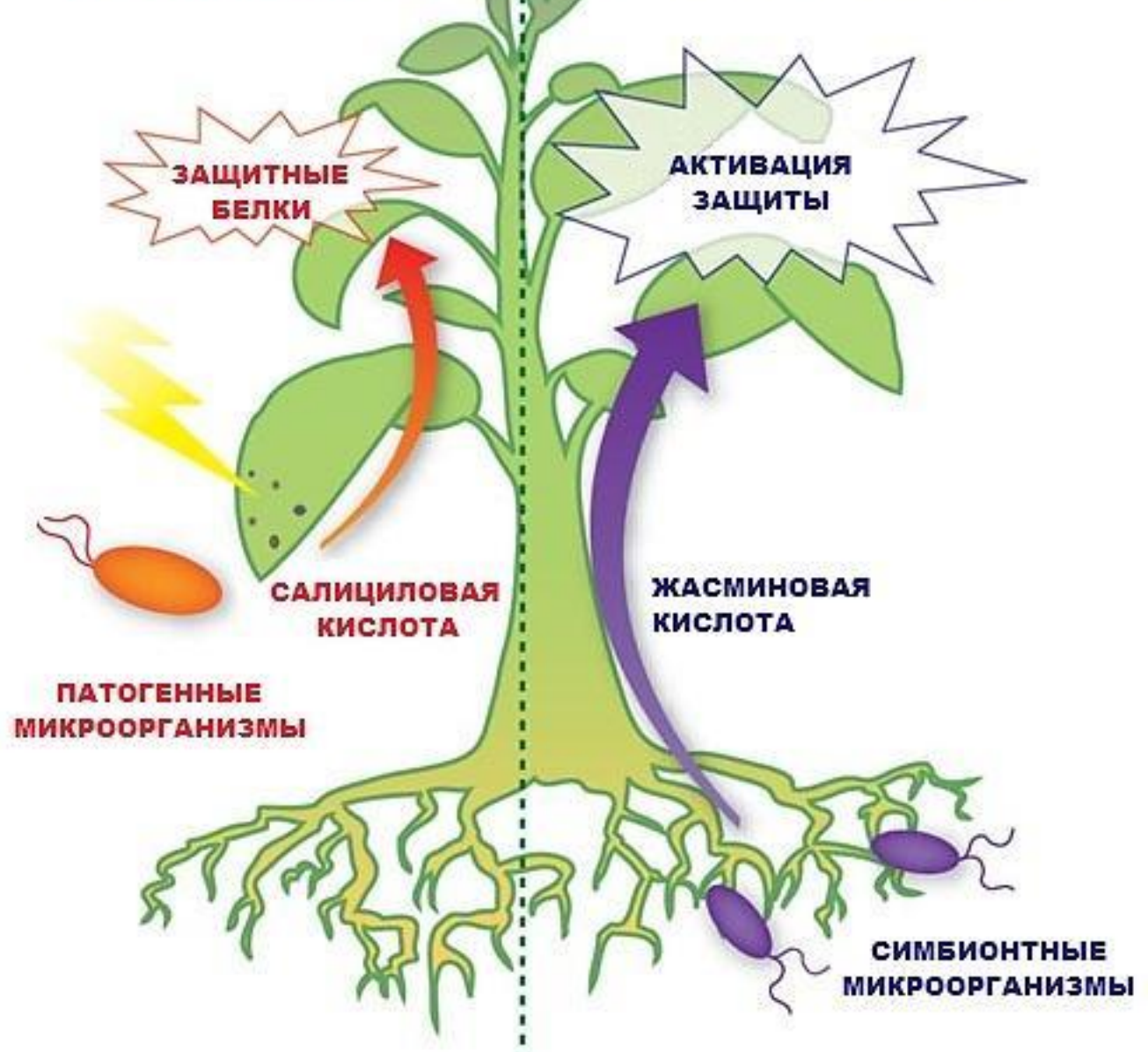
Метилжасмонат (как и этилен) через воздух действует не только на другие органы растения, но и соседние растения, «информируя» их о «нападении» патогенов



Растительное сообщество «заранее узнает» об инфекции и «принимает защитные меры»

**СИСТЕМНАЯ
ПРИОБРЕТЁННАЯ
УСТОЙЧИВОСТЬ**

**ИНДУЦИРОВАННАЯ
СИСТЕМНАЯ
УСТОЙЧИВОСТЬ**

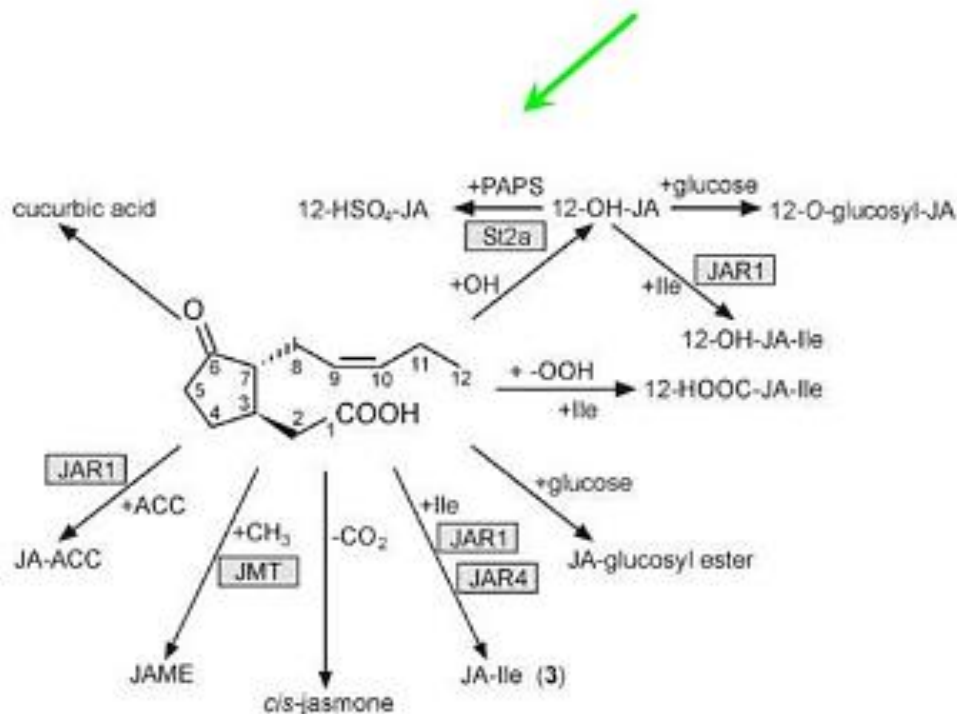
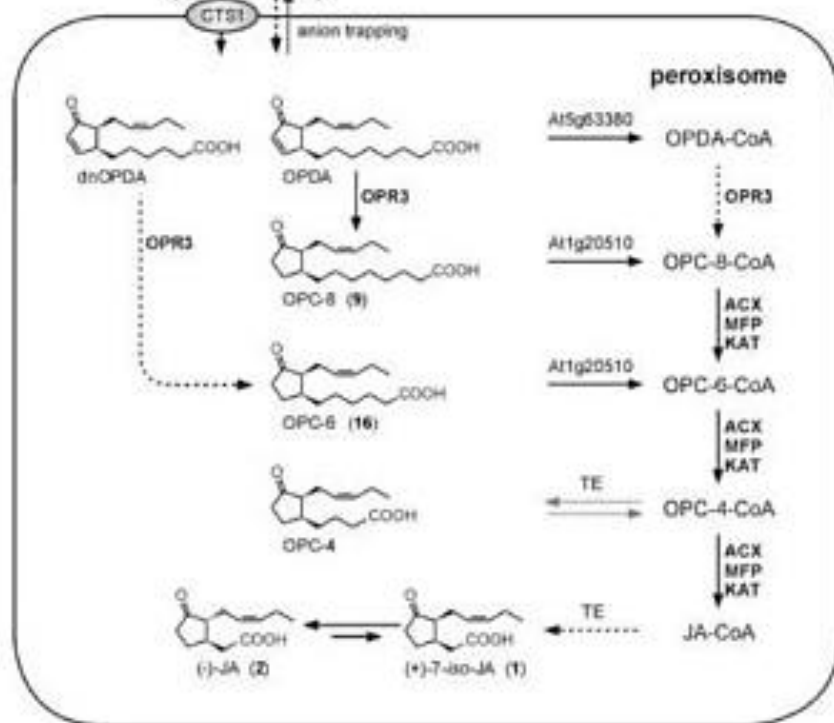
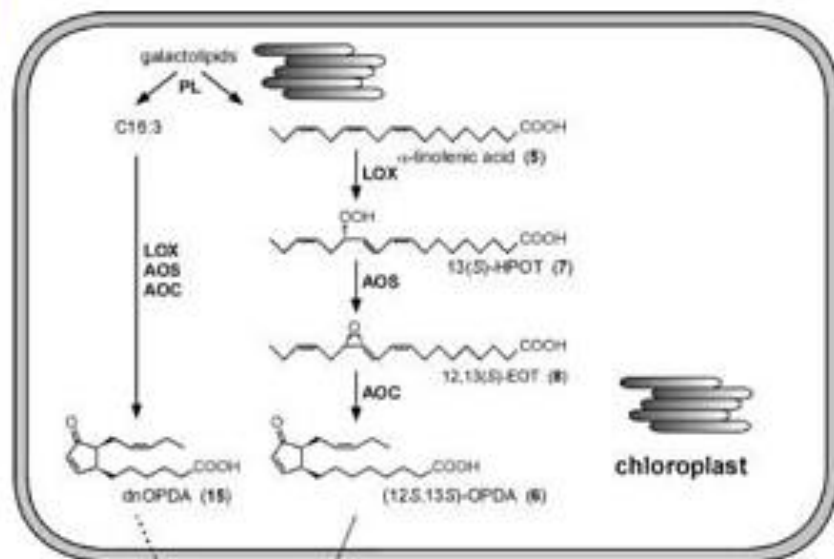


Жасмоновая кислота (JA)

Биосинтез JA

начинается в хлоропластах из α -линоленовой кислоты и заканчивается в пероксисомах.

Под действием ферментов **JAR** и **JMT** JA превращается в активные метаболиты, среди которых **JA-Ile** участвует в запуске ответа на воздействие патогена.



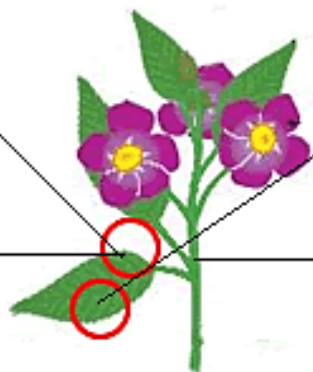
ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ ЖАСМОНАТОВ

ЗАЩИТНЫЕ РЕАКЦИИ

механическое повреждение

повышение локальной концентрации жасмонатов

активация процессов локального заживления



водный тургор клеток

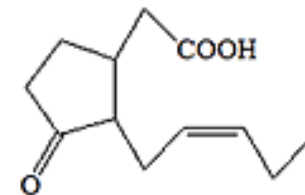
реакция на водный дефицит

стимуляция закрытия устьиц

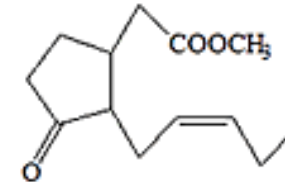
ТОРМОЖЕНИЕ ВЕГЕТАЦИИ

подавление процессов образования хлоропластов

стимуляция накопления запасных белков в клубнях, луковицах и семенах

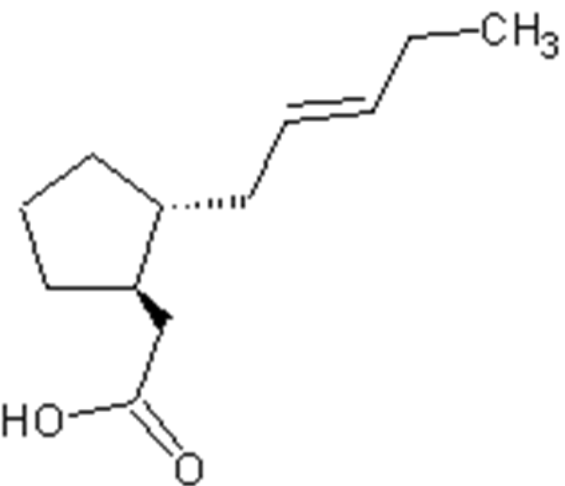


жасминовая кислота

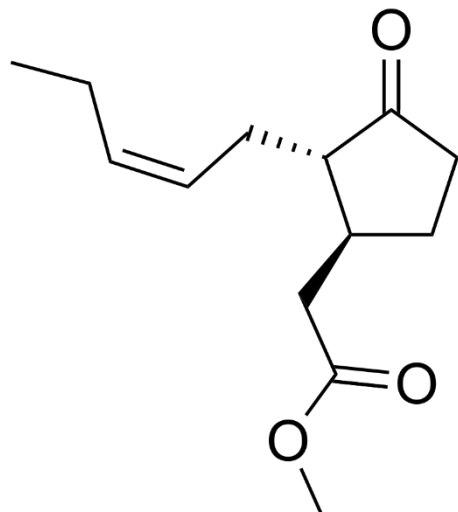


метилжасмонат

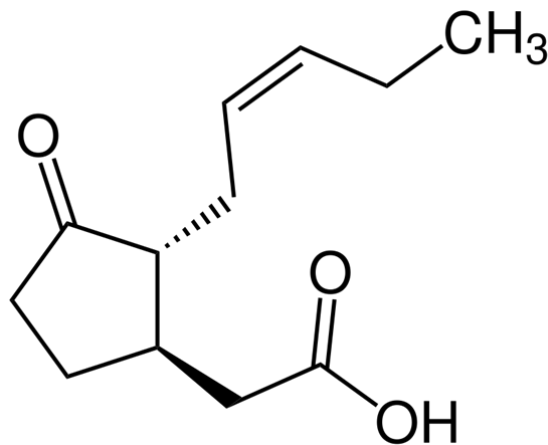
agroscope.ru



Жасминовая кислота



Метилжасмонат

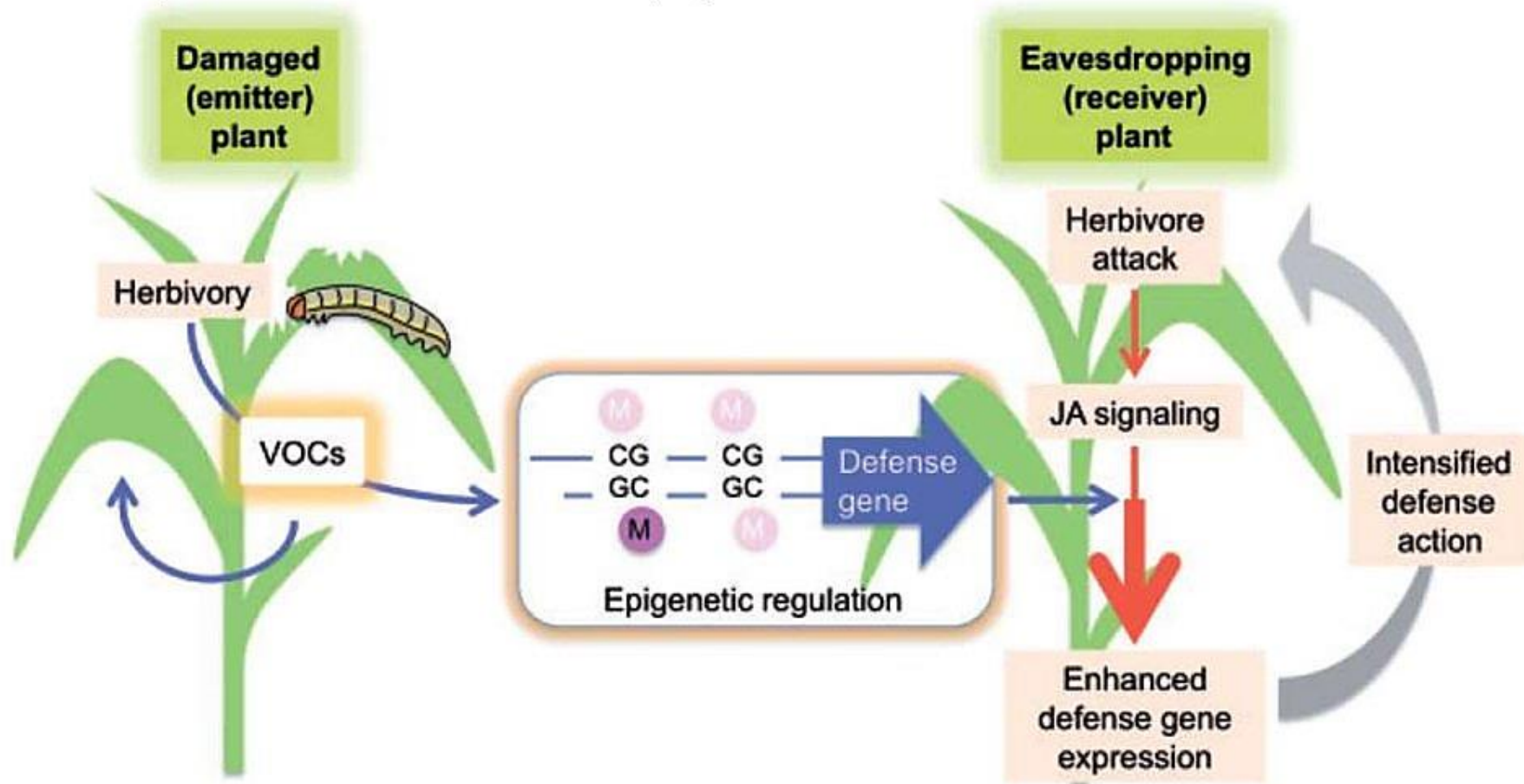


Жасмоновая кислота

Эффекты жасмоновой кислоты

- Ингибирует рост растяжением у проростков и отрезков стеблей
- Ингибирует прорастание пыльцевых трубок
- Ингибирует рост корней
- Подавляет прорастание семян
- Вызывает в зародышах синтез запасных белков семени и белков позднего эмбриогенеза

Летучие соединения (Volatile Compounds, VOCs) в коммуникациях между растениями и их защите



Intra-plant communication

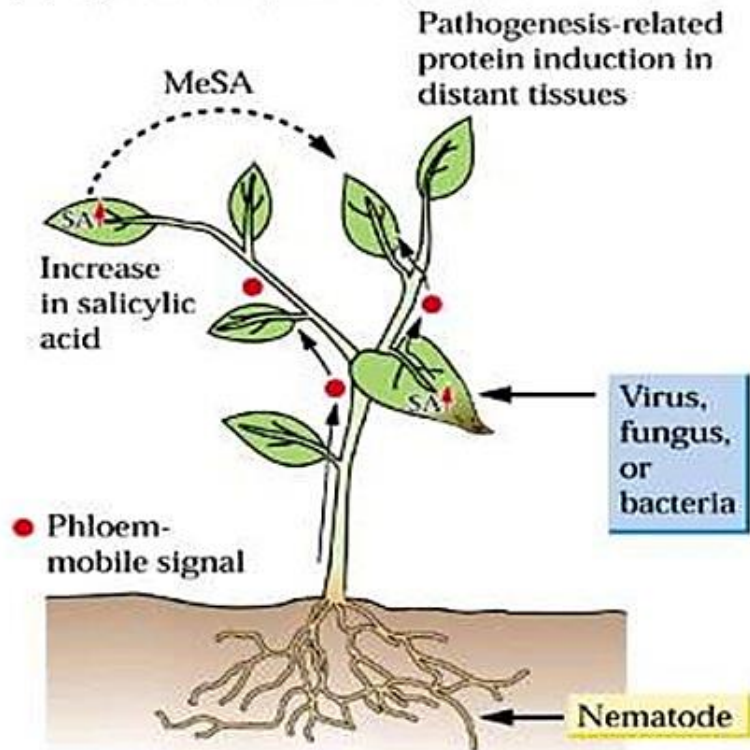
- potentially fast signaling
- independent of the architecture of vascular connections

Inter-plant communication

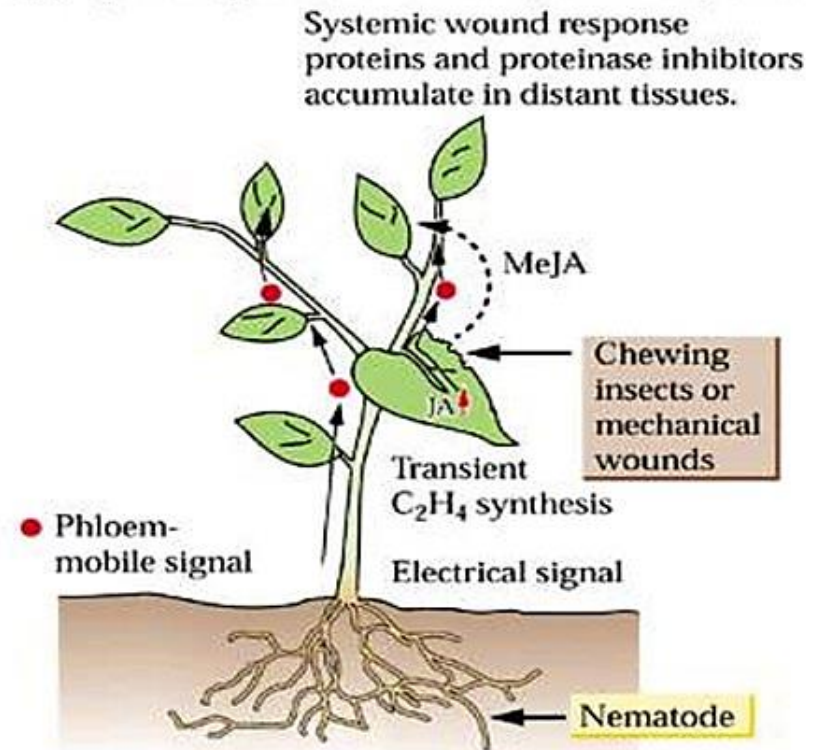
- memorable priming defenses
- limited valid distances (up to 60 cm)
- specific (Kin) recognition vs. non-specific recognition

Газообразные гормоны – этилен и метил-жасмонат могут выступать в роли вторичных медиаторов при передаче стрессовых сигналов (в том числе – между растениями)

(A) Systemic acquired resistance



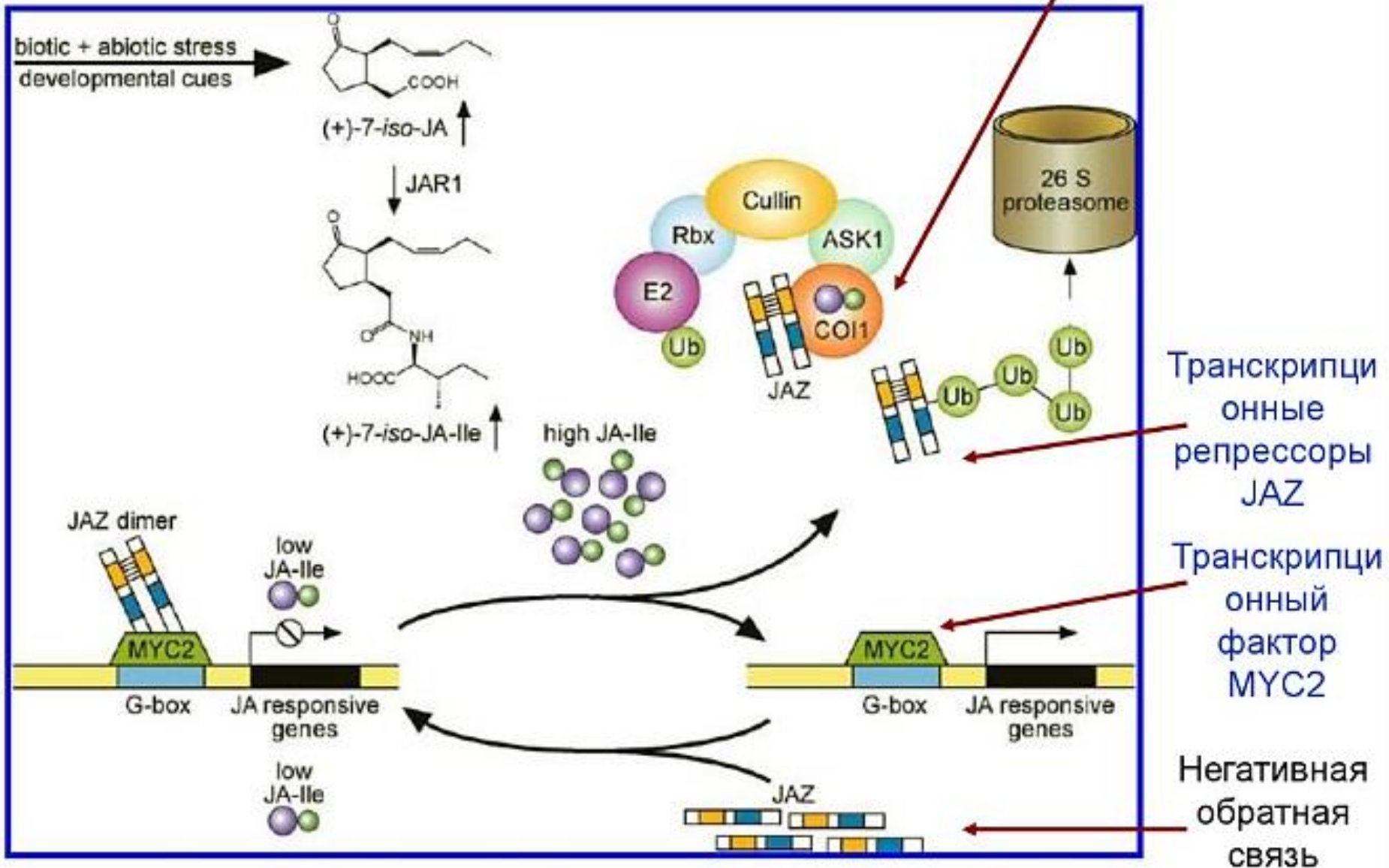
(B) Systemic proteinase inhibitor/wound response



Сигналинг JA

Короткий путь, основанный на убиквитинировании транскрипционных репрессоров

Рецептор COI – субъединица UBQ-лигазы



Салициловая кислота в виде гликозида была выделена еще в XIX в. из ивы (*Salix*).

В настоящее время обнаружено ее регулирующее действие на ряд физиологических и биохимических процессов в растении (образование этилена, восстановление нитратов и др.).

Ряд авторов относят салициловую кислоту к фитогормонам.

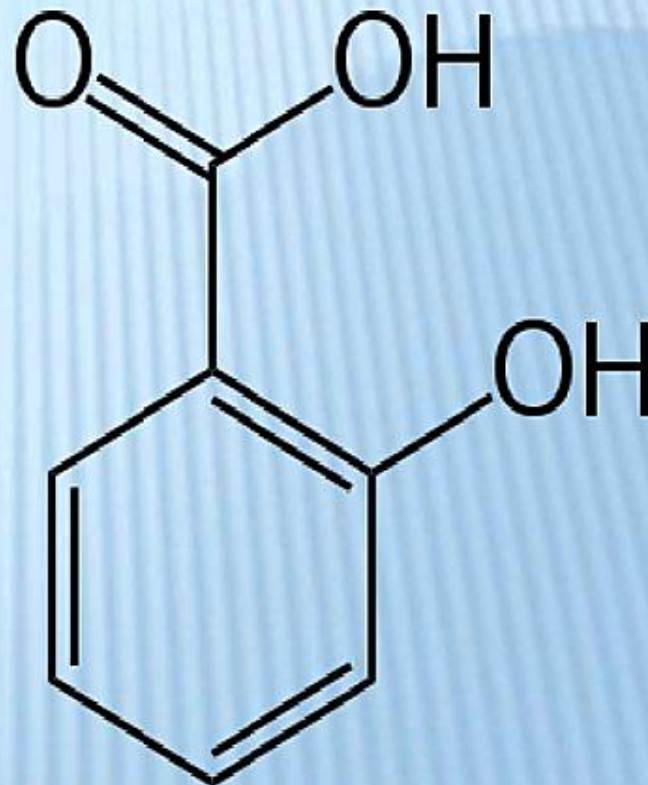
Считается, что салициловая кислота регулирует ответ при действии патогенов, обеспечивает устойчивость растений.

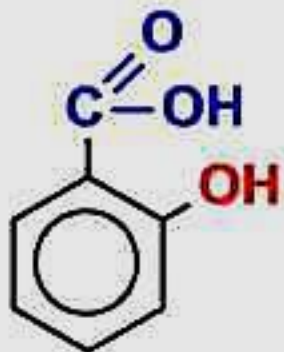
Это показано в опытах с экзогенной обработкой салициловой кислотой, а также на мутантных объектах.



САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА

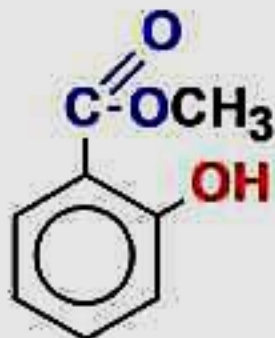
- ✦ Салициловая кислота (от лат. *salix* «ива», из коры которой она была впервые выделена) — 2-гидроксibenзойная или фенольная кислота, $C_6H_4(OH)COOH$; бесцветные кристаллы, хорошо растворима в этаноле, диэтиловом эфире и других полярных органических растворителях, плохо растворима в воде (1,8 г/л при 20 °C).
- ✦ Выделена из ивовой коры итальянским химиком Рафаэлем Пириа и затем синтезирована им же.





салициловая кислота

Обладает антисептическим, местнораздражающим и ранозаживляющим действием.



метилсалицилат

Обладает анальгезирующим и противовоспалительным действием.

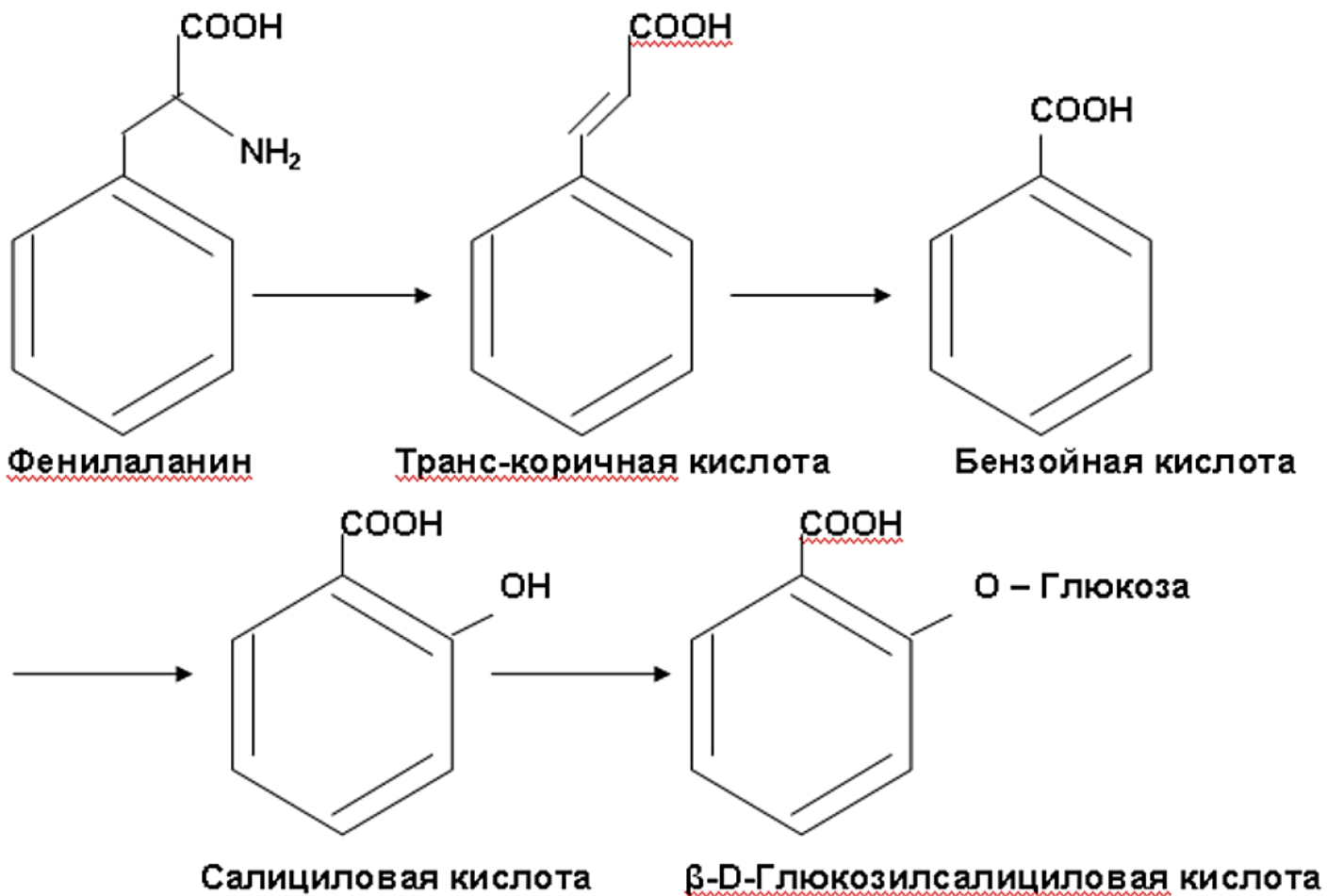


ацетилсалициловая кислота
аспирин

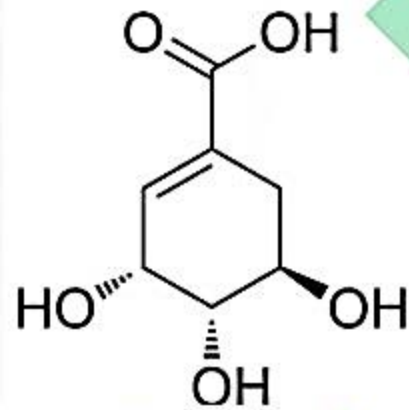
анальгезирующее, жаропонижающее, противовоспалительное, антиагрегационное средство.



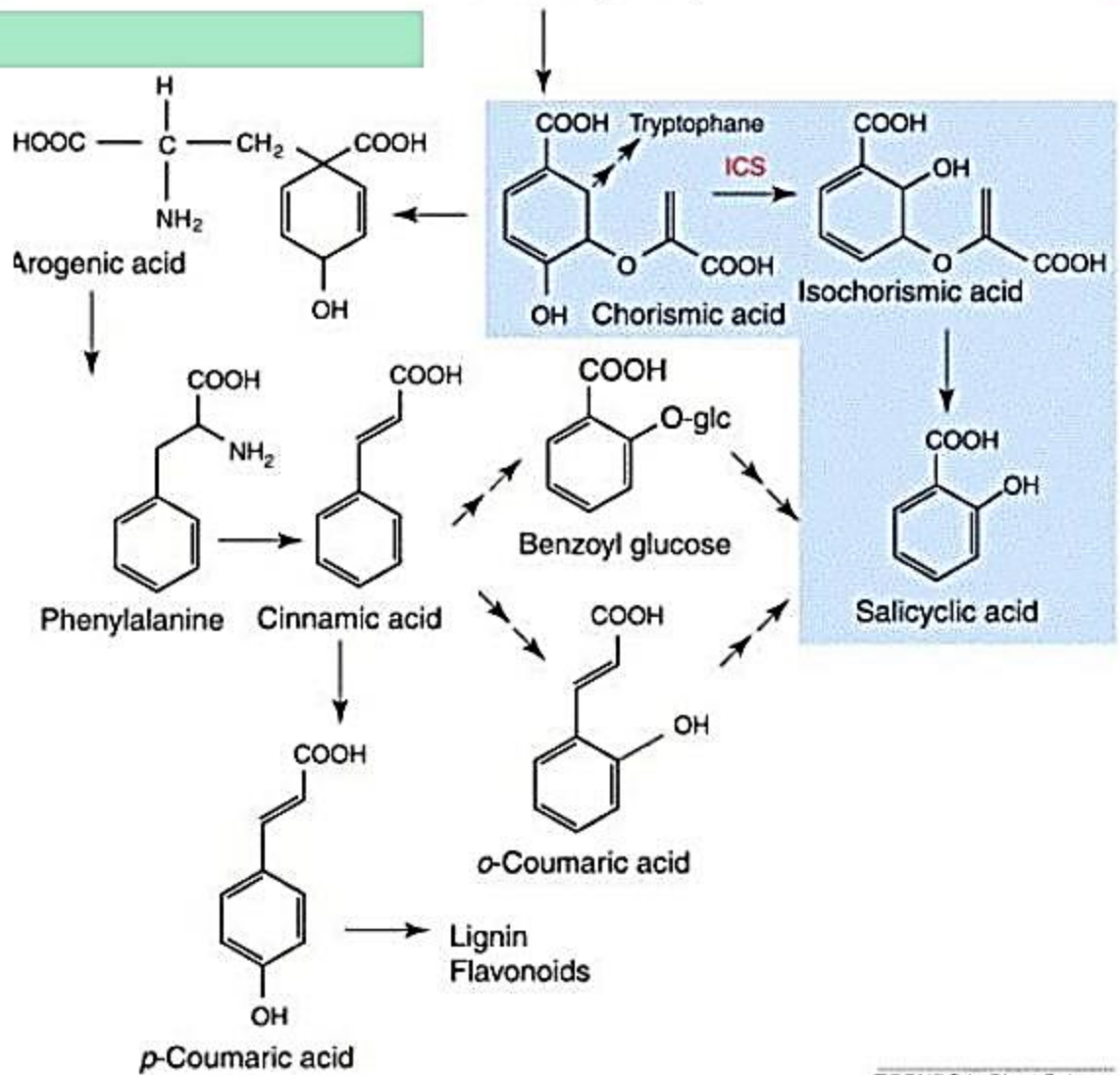
БИОСИНТЕЗ И ИНАКТИВАЦИЯ



СК \rightarrow метилсалицилат



Shikimic acid pathway



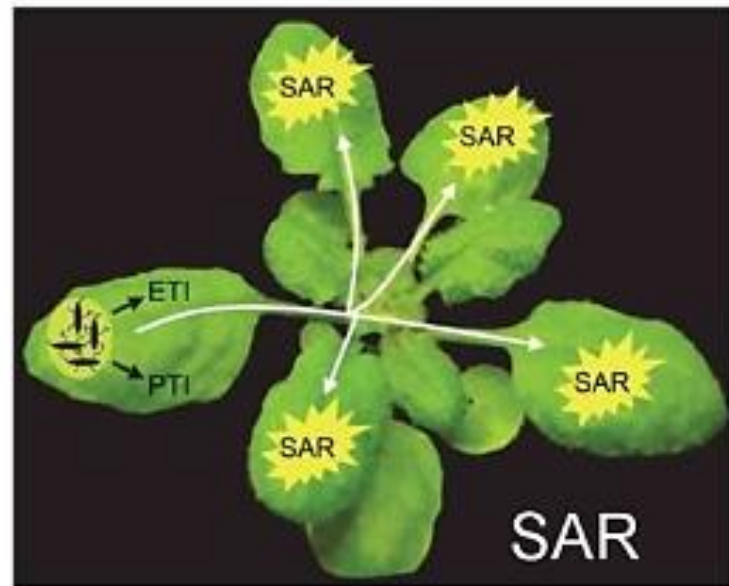
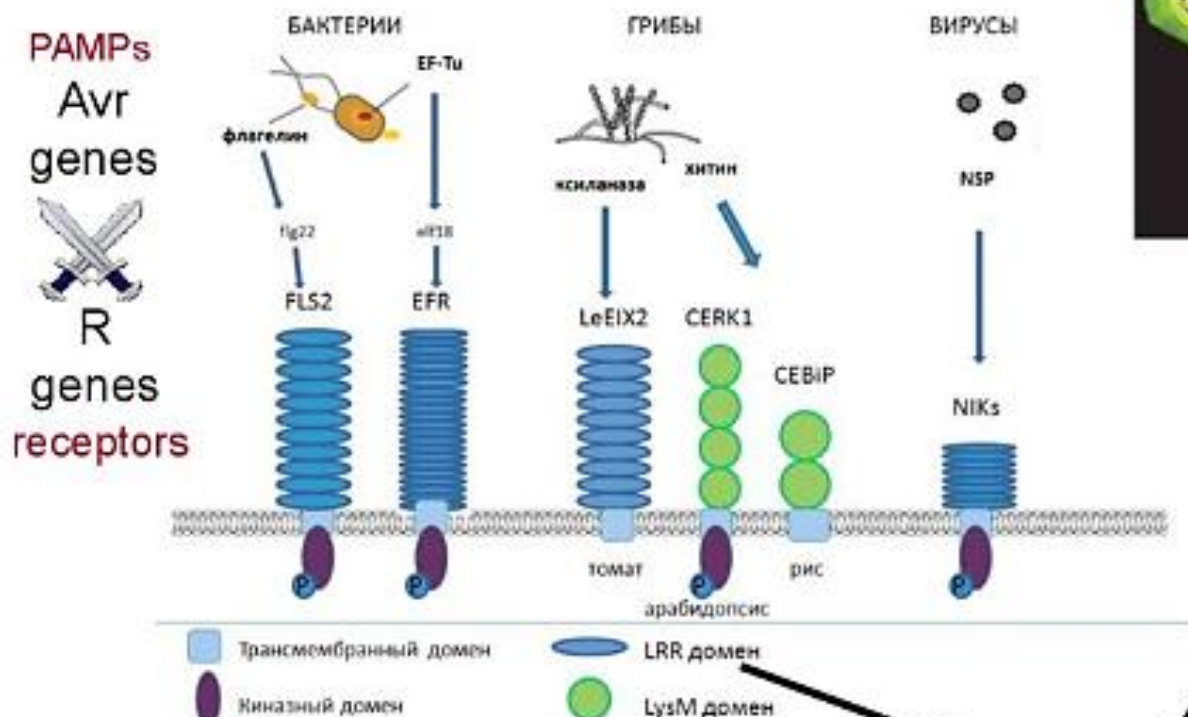
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ



Функции SA:

- Поддержание структуры хлоропластов
- Защита от окислительного стресса
- Закрывание устьиц
- Термогенез

• Системный иммунитет (SAR)

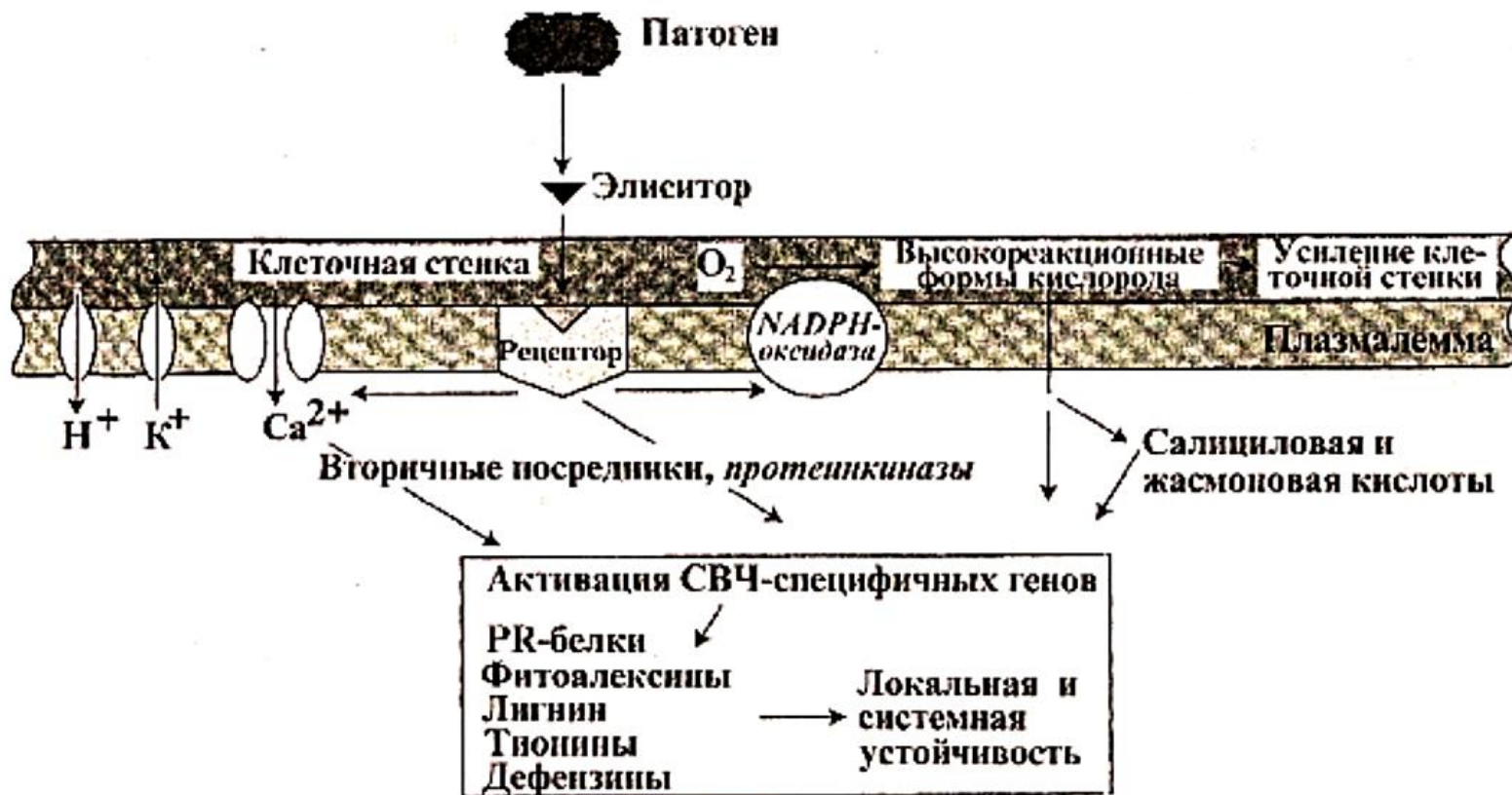


Передача сигнала → SA → этилен



ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

Реакция сверхчувствительности (СВЧ) - быстрая локальная гибель инфицированных растительных клеток вместе с патогеном.



Последовательность событий в ходе реакции СВЧ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

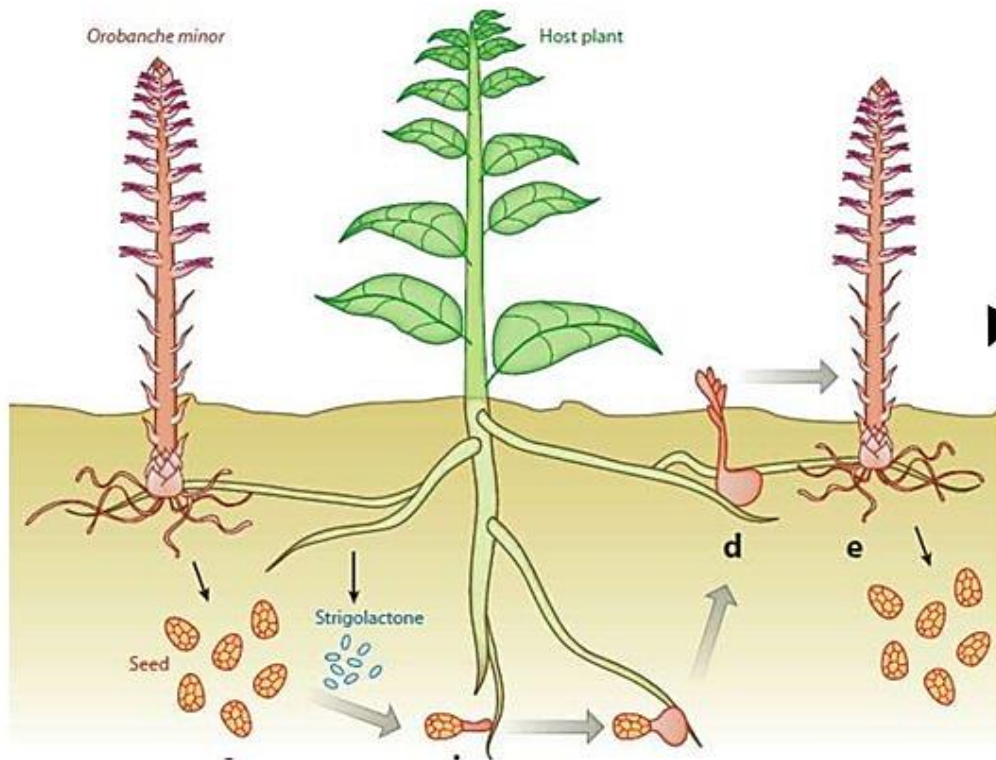
Системный приобретенный иммунитет – устойчивость всего растения к повторному заражению широким набором видов патогенов и действию насекомых-фитофагов.

Отличия от СВЧ:

1. Неспецифичность
2. Быстрота
3. Формирование устойчивости не только к патогенам, но и к фитофагам благодаря синтезу ингибиторов протеаз

Экзогенная обработка СК и ее аналогами вызывает формирование СПУ (SAR)

Стриголактоны



Открыты как стимуляторы прорастания семян паразитических растений,

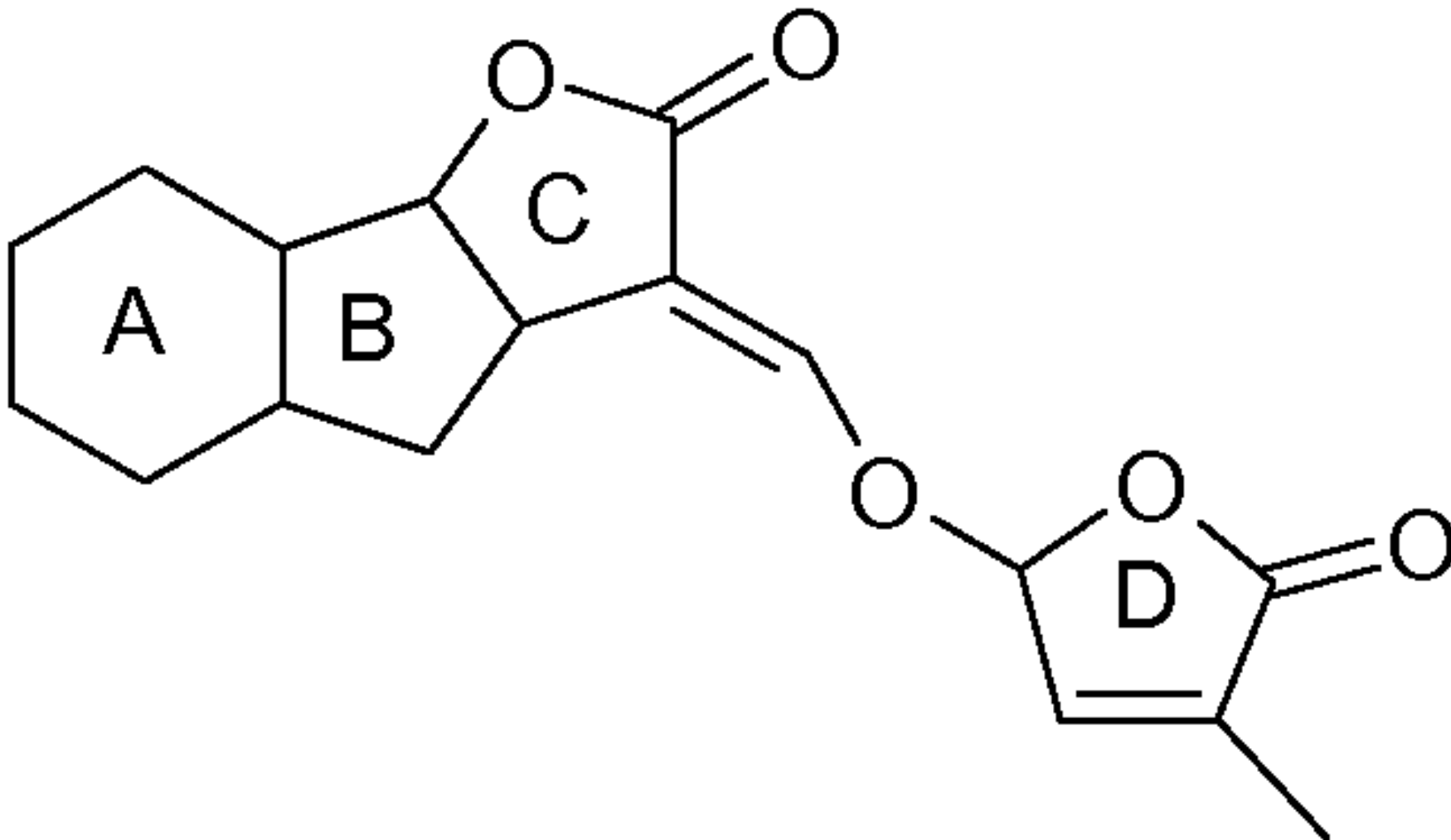
а также роста гиф арбускулярной микоризы



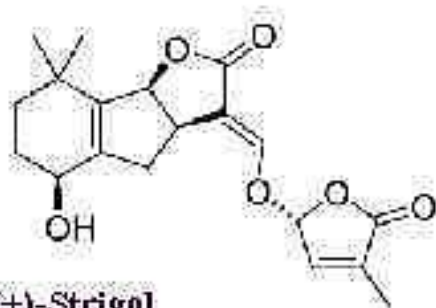
Функции:

- Стимуляторы прорастания
- Ингибиторы ветвления стебля
- Регуляторы роста патогенов и симбионтов

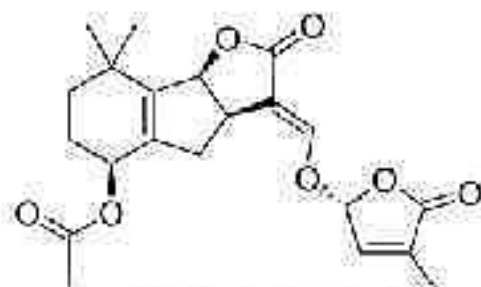
Скелет молекулы стриголактонов состоит из трициклического лактона (ABC-кольца), соединенного с бутенолидной группой (D-кольцо) с помощью енольного эфирного мостика.



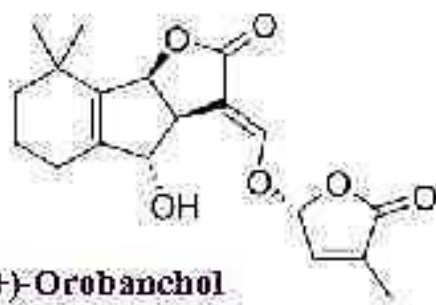
Стриголактоны – новый класс фитогормонов?



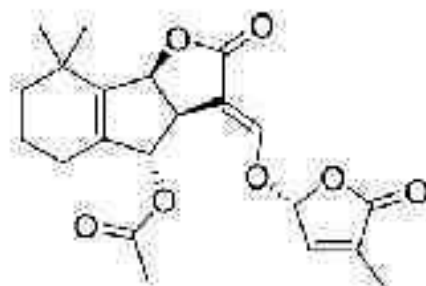
(+)-Strigol



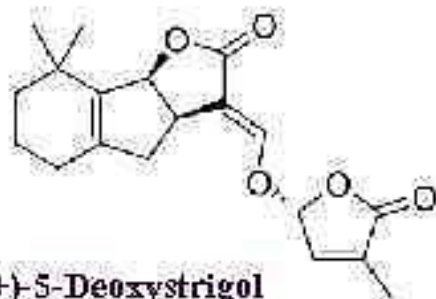
(+)-Strigyl acetate



(+)-Orobanchol



(+)-Orobanchyl acetate



(+)-5-Deoxystrigol



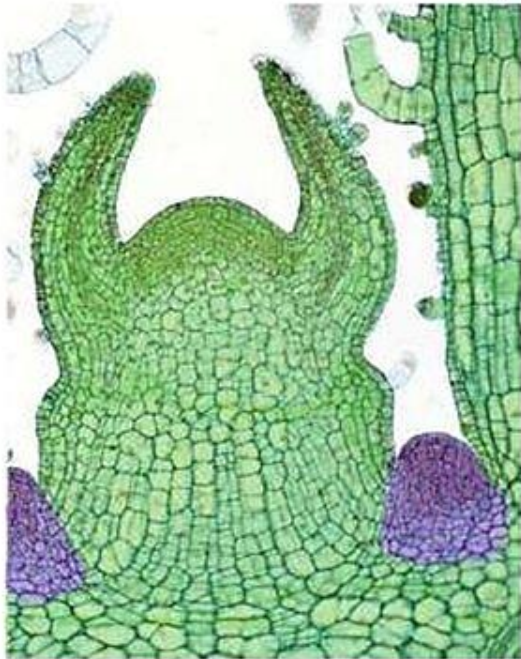
Sorgolactone

Стриголактоны были известны как сигналы для формирования арбускулярной микоризы и прорастания семян паразитических растений рода *Striga*, откуда и название. Затем выяснилось, что они являются регуляторами архитектуры как коря (длина корня, боковые корни, корневые волоски), так и побега, а также вторичного роста, удлинения гипокотыля, прорастания семян.

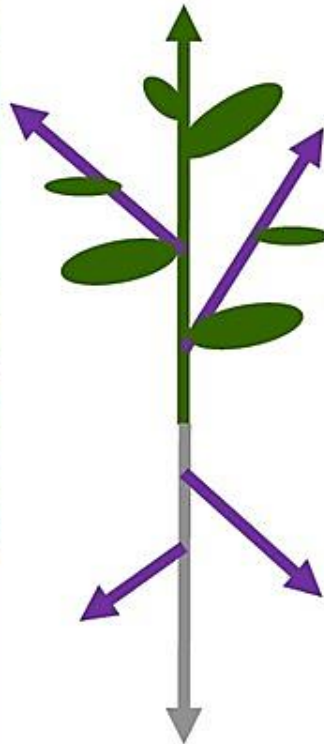


Striga

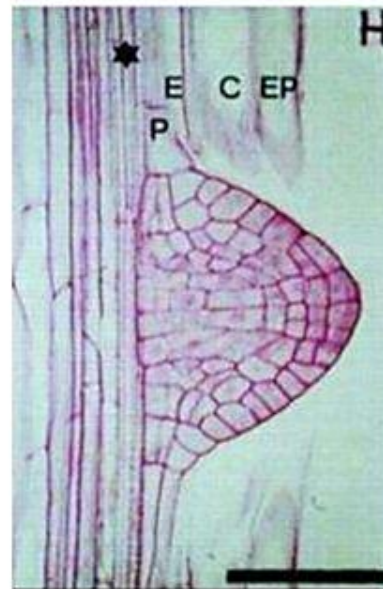
Ауксин, цитокинин и стриголактон контролируют ветвление



Ветвление побега стимулируется ЦК и подавляется ИУК и стриголактоном

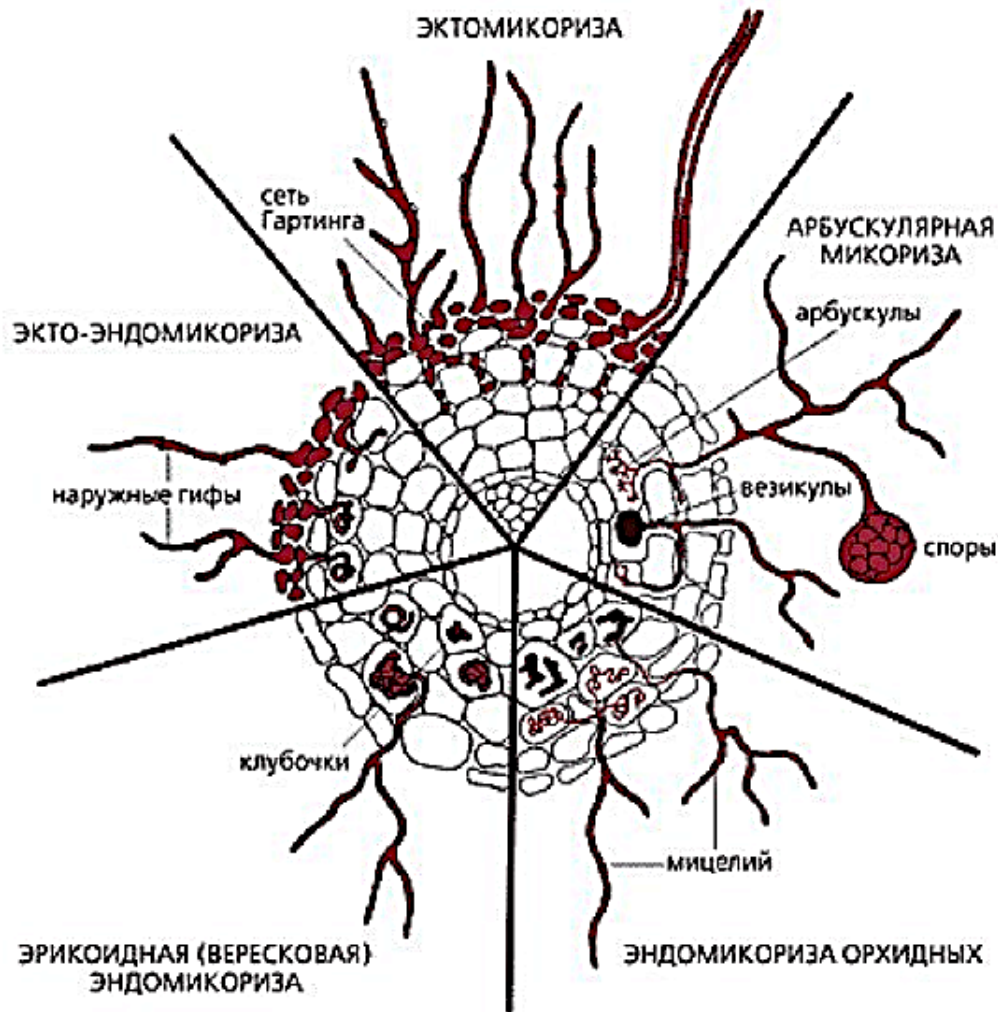


Рост боковых корней поддерживается ИУК и подавляется ЦК



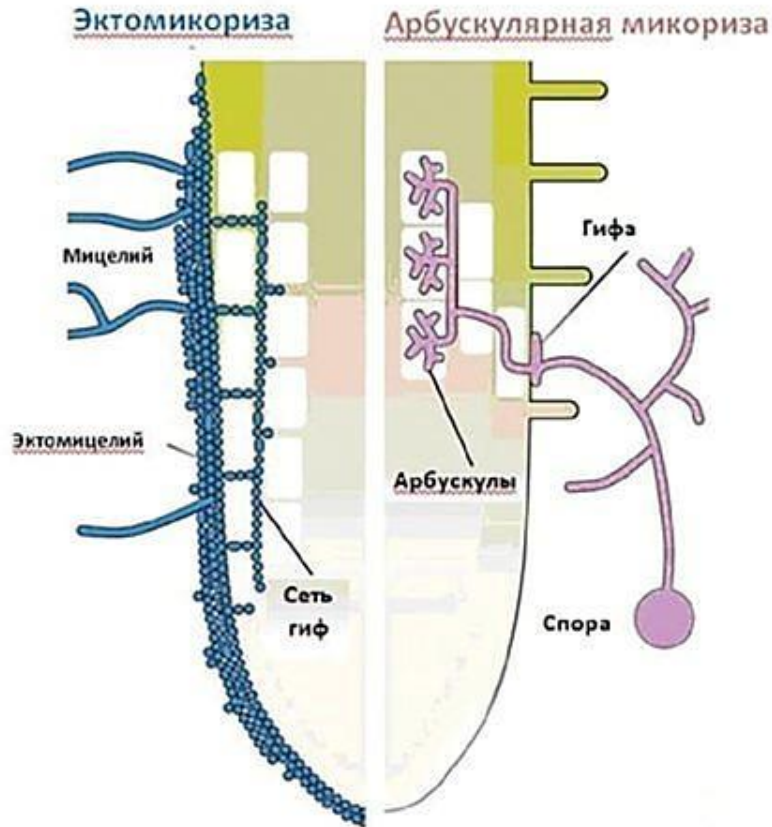
Ветвление контролирует все аспекты продуктивности растений от минерального питания до урожая зерна.

Типы микориз



- **Эктомикоризы** - распространение гриба ограничено межклеточными пространствами
- **Эндомикоризы** - гриб проникает в растительные клетки, образуя специальные субклеточные структуры:
 - **Арбускулярная микориза (АМ)** – гриб формирует **арбускулы** – разветвленные впячивания сложной формы, содержащие гифу гриба, окруженную растительной плазмалеммой и клеточной стенкой.
 - **Везикулярно-арбускулярная микориза (ВАМ)** – гриб формирует везикулы
 - **Эрикоидная эндомикориза** – гриб формирует клубочки
 - **Эндомикориза орхидных** – гриб в клетке в виде гиф

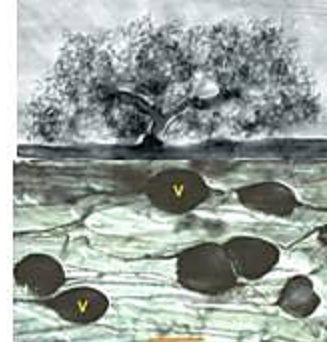
Стадии развития арбускулярной микоризы



3 этапа:

- преинфекционные взаимодействия: споры гриба прорастают в почве под действием растительных выделений и образуют специальные структуры прикрепления – **апрессории**.
- Формирование межклеточного мицелия: из апрессорий во внутрь корня начинает расти **инфекционная гифа**, проникая через эпидермис в ткани кортекса, ветвится и образует мицелий.
- Развитие внутриклеточной симбиотической структуры: в местах тесного контакта мицелия с клетками гифы проникают в растительные клетки, где образуются **арбускулы**.

Арбускулярная микориза



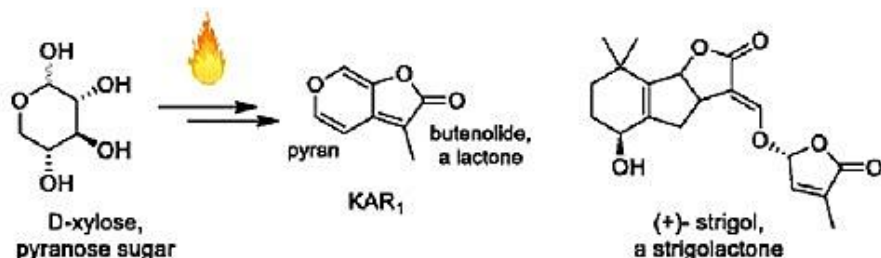
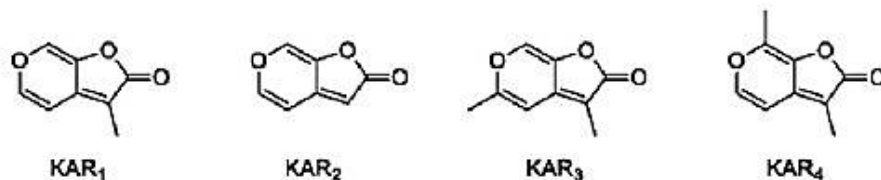
подавляющее большинство наземных растений, в первую очередь травянистых, образуют арбускулярную микоризу. При ее образовании в покровных тканях формируются характерные структуры - арбускулы, разветвляющиеся гифы и везикулы - округлые образования, и часть гиф выходит из покровных тканей корня в почву.

АМ присуща большей части покрытосеменных, многим голосеменным, некоторым папоротникам и печеночникам (80% растений имеют АМ).

АМ найдена у большинства видов сельскохозяйственных растений, важнейших культур из семейства *Graminiae* и *Leguminosae*, но не найдена у видов семейства *Cruciferae* и сахарной свеклы.

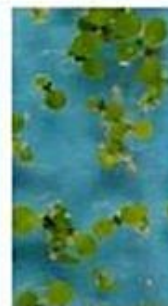
АМ грибы не являются строго видоспецифичными, штаммы одного вида гриба могут образовывать микоризу у разных растений.

Каррикины образуются при сгорании сахаров

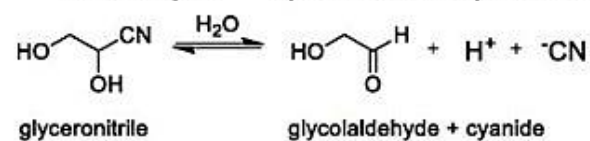


H₂O

KAR





Еще один регулятор прорастания семян после пожара - цианогидрины



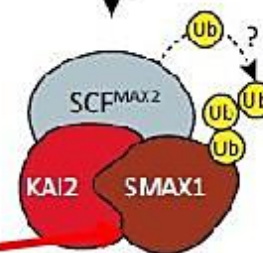
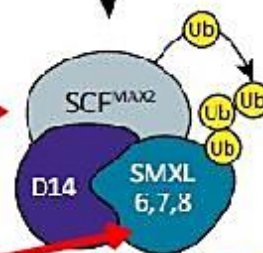
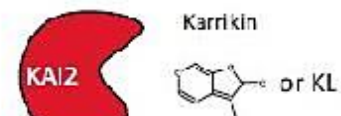
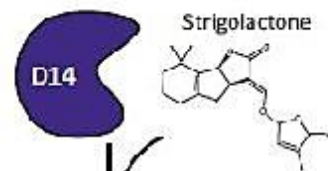
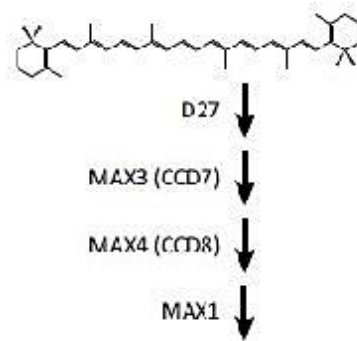
Kangaroo paw (*Anigozanthos manglesii*)

Единый механизм сигналинга стриголактонов и каррикинов

Рецепторы – α/β -гидролазы. 
 Уникальны! Они гидролизуют свои лиганды!
 (НО: продукты гидролиза НЕ НУЖНЫ для
 передачи сигнала)

Убиквитин-лигазы с F-box белком MAX2 
 (относятся к семейству убиквитин-лигаз
 SKP1–CULLIN–F-box (SCF))

Репрессоры транскрипции



- ↓ Branching
- ↓ Polar auxin transport
- ↓ PIN1 at basal PM
- ↑ *BRC1* expression
- ↓ Lateral root density
- ↓ Cotyledon expansion
- ↑ Petiole length
- ↑ Leaf length:width ratio

- ↑ Germination
- ↓ Hypocotyl elongation
- ↑ Cotyledon expansion
- ↓ Petiole hyponasty
- ↓ Leaf growth*

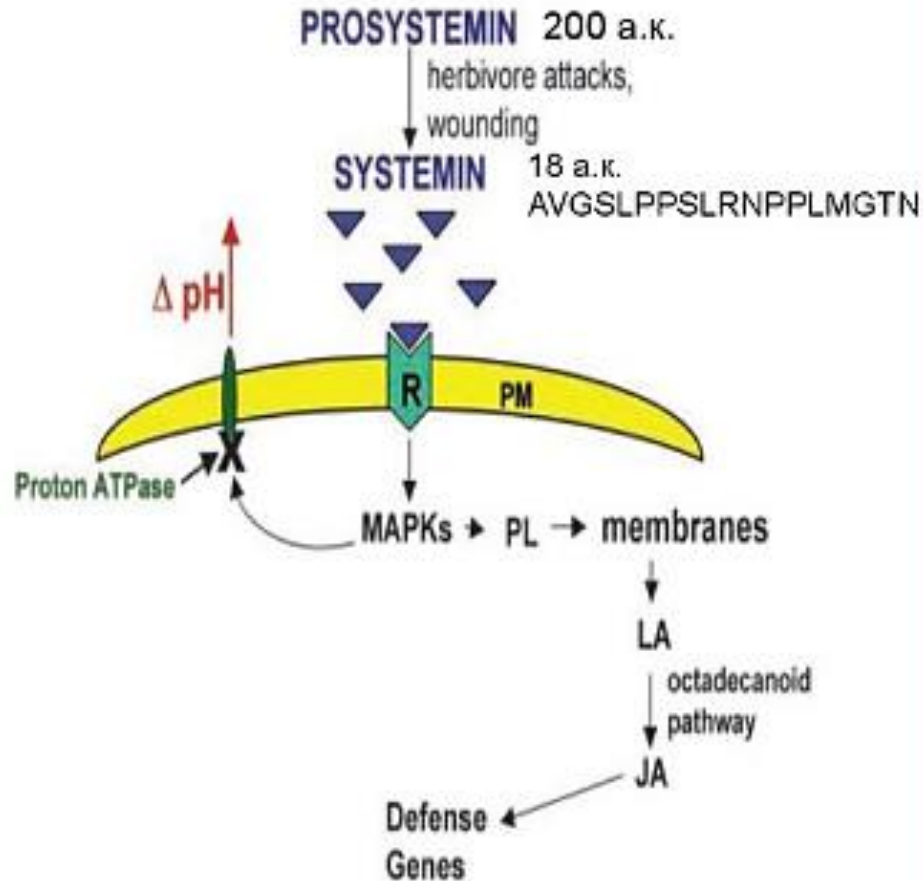
Пептидные гормоны растений:

<ul style="list-style-type: none">• <u>Системины</u>	<ul style="list-style-type: none">• <u>Системная устойчивость</u>
<ul style="list-style-type: none">• CLE-пептиды	<ul style="list-style-type: none">• Развитие меристем
<ul style="list-style-type: none">• Фитосульфокины	<ul style="list-style-type: none">• Деление клеток
<ul style="list-style-type: none">• <u>SCR/SP11</u>	<ul style="list-style-type: none">• <u>Самонесовместимость</u>
<ul style="list-style-type: none">• RALF	<ul style="list-style-type: none">• Системная устойчивость
<ul style="list-style-type: none">• <u>EPF</u>	<ul style="list-style-type: none">• <u>Развитие устьиц</u>
<ul style="list-style-type: none">• ENOD40	<ul style="list-style-type: none">• Симбиоз с ризобиями
<ul style="list-style-type: none">• POLARIS (PLS)	<ul style="list-style-type: none">• Развитие сосудов
<ul style="list-style-type: none">• IDA	<ul style="list-style-type: none">• Опадение цветков и листьев
<ul style="list-style-type: none">• ROT4/DVL1	<ul style="list-style-type: none">• Развитие листовой пластинки
<ul style="list-style-type: none">• <u>CLEL/GLV</u>	<ul style="list-style-type: none">• <u>Развитие корня</u>

Пептидные фитогормоны

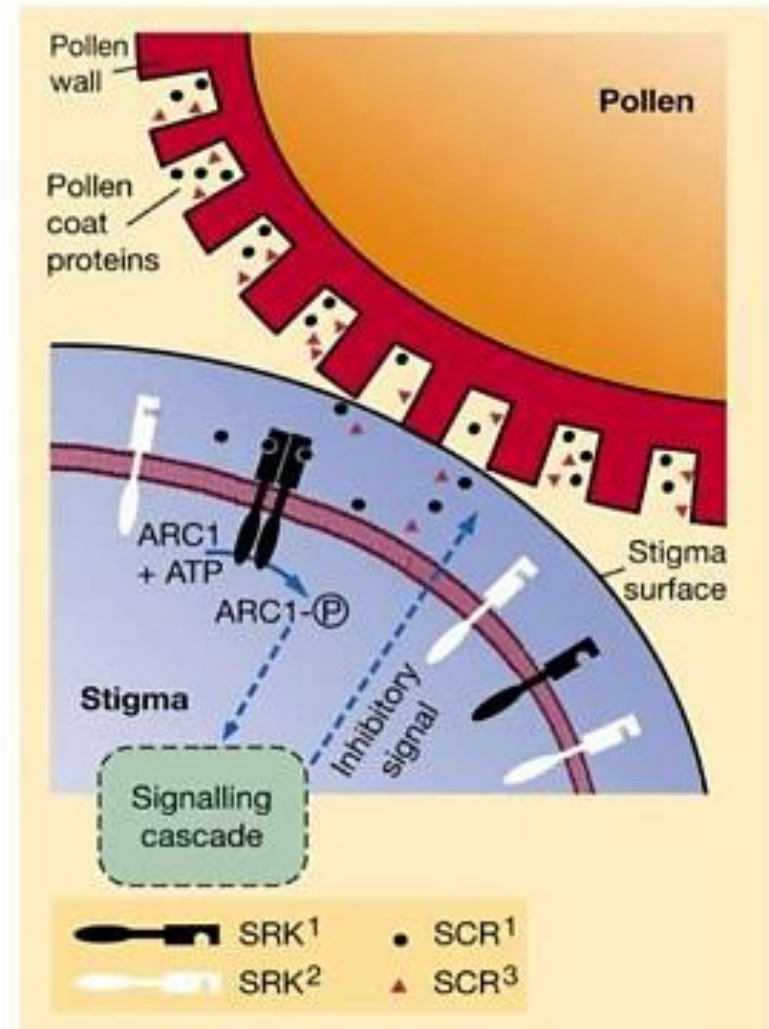
Системин:

- Функция: системная устойчивость
- Рецептор: неизвестен
- Мишени: гены защиты (PR, etc.)



SCRP (S-locus Cysteine Rich Proteins):

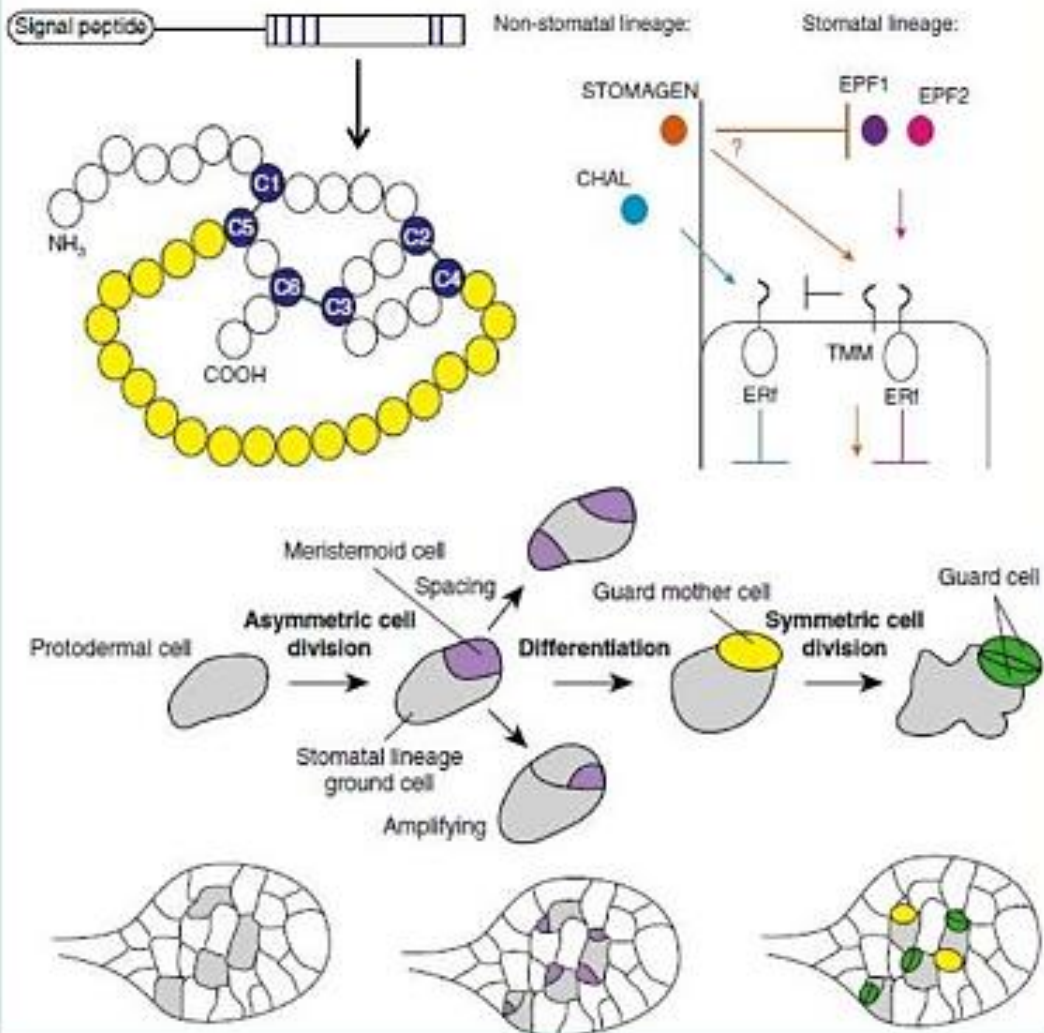
- Функция: подавление самоопыления
- Рецептор: Ser/Thr киназы SRK
- Мишени: неизвестны



Пептидные фитогормоны

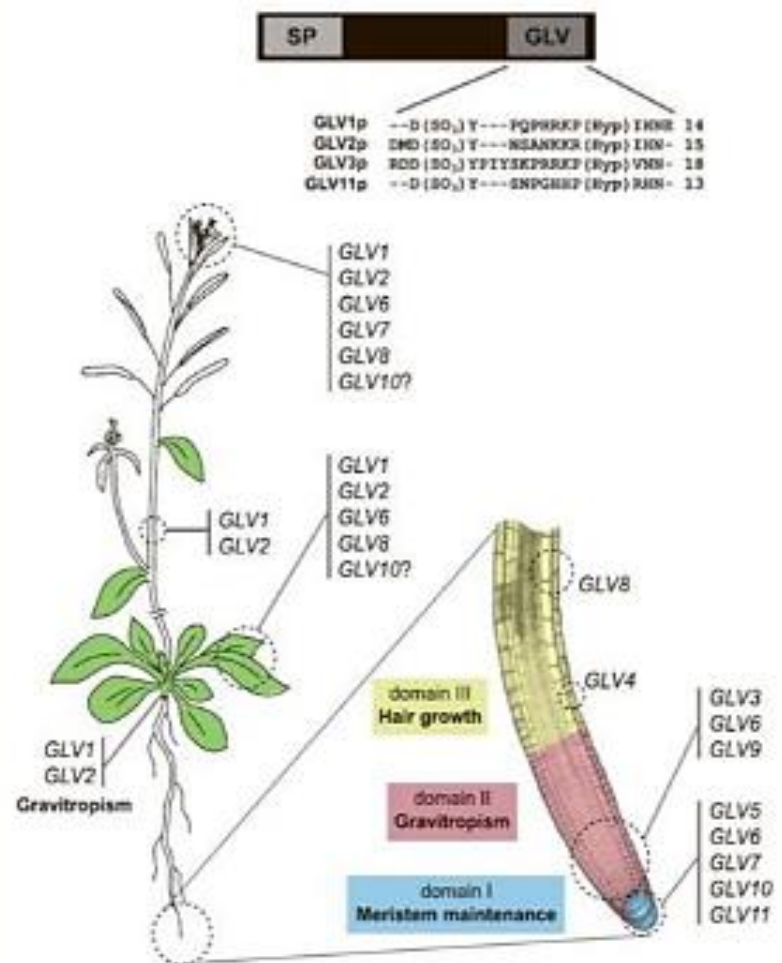
EPF (Epidermal Patterning Factors):

- Функция: образование устьиц
- Рецептор: Ser/Thr киназы ER/ TMM
- Мишени: неизвестны



RGF/ GLV/ CLEL (Root Growth Factors / Golven/ CLE-Like):

- Функция: развитие корня
- Рецептор: неизвестен
- Мишени: неизвестны



Фузикоцин

