

Prof. Dr. Fehér Attila

A növényi hormonok

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Jelen tananyag a Szegedi Tudományegyetemen
készült az Európai Unió támogatásával.

Projekt azonosító: EFOP-3.4.3-16-2016-00014

Növényi hormonok

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Készítette: Prof. Dr. Fehér Attila

SZTE, 2020

Záróvizsga tétel címe: **A növényi hormonok.** (*A növényi hormonok általános jellegzetességei. Főbb növényi hormonok és alapvető funkcióik rövid ismertetése. Az auxin metabolizmusa, transzportja, érzékelése. Az auxin, mint morfogén.*)

A felkészüléshez ajánlott „**A Növények Élete**” jegyzet 3. Rész növényi hormonokkal foglalkozó fejezeteinek tanulmányozása is. Elérhetőség: <http://eta.bibl.u-szeged.hu/2309/>.

Definíció: Növényi hormonoknak (fitohormonoknak) nevezzük azokat a növényi sejtek által szintetizált szerves vegyületeket, melyeknek kizárólag jelátviteli funkciója van. Olyan sejtek/szövetek/szervek közötti kommunikációt közvetítő jelmolekulák, amelyek képződésük helyén és távolabbi szövetekbe transzportálódva jelentős és széleskörű hatást gyakorolnak a növények növekedésére, fejlődési folyamataira, és a környezethez való alkalmazkodására. Általános jellemzőjük, hogy nagyon kis mennyiségben is hatásosak (10^{-9} M to 10^{-6} M) és érzékelésükben specifikus receptor (jelfogó molekula) vesz részt.

Melyek az ismert növényi hormonok?

A növényi hormonok elsődleges anyagcseretermékek származékai

vagy

a másodlagos anyagcsereútvonalak (izoprenoid ill. terpenoid szintézis) termékei

aminosav anyagcsere

triptofán

fenilalanin

metionin

AUX

auxin

SA

szalicilsav

ET

etilén

nukleotid anyagcsere zsírsav anyagcsere

adenin

CIT

citokinin

linolénsav

JA

jázmonsav

karotenoidok

ABA

abszcizinsav

diterpének

GA

gibberellinsav

szterolok

BR

brasszinoszteroid

SL

strigolakton

*... és tágabb értelemben a növényi hormonok közé soroljuk az igen nagyszámú **peptid hormont***

Miben különböznek általánosságban a növényi és állati hormonok?

A növényi hormonok a legtöbb állati hormonnal szemben:

- **NEM** specializált szövetben (mirigy) termelődnek
- **NINCS** szigorúan meghatározott hatóhelyük, **NINCS** célsejtjük
- **NINCS** kizárólag csak rájuk jellemző hatásuk
- **NEM** állnak központi irányítás alatt, kölcsönösen hatnak egymás szintjére és jelátvitelére

Hogyan hatnak a növényi hormonok?

A hormonhatások lehetnek:

Hormon koncentrációjával arányosak (pl. a sejtek megnyúlása) - „**minden vagy semmi**” **elvet követők** (pl. nyugalmi állapot megtörése).

Mennyiségiek (kvantitatívak; pl. növekedés) - **minőségi**ek (kvalitatívak; pl. a termés lágyulása, színének kialakulása).

Megfordíthatóak (reverzibilisek; pl. légcsere nyílások nyitódása) - **megfordíthatatlanok** (irreverzibilisek; pl. oldalgyökér képződés).

A növényi hormonok hatása függ:

- az aktív hormon lokális **koncentrációjától** (hormon szint)
- a sejt/szövet/szerv hormon**érzékenységétől** (receptorok száma, állapota, inhibitorok jelenléte stb.)

A hormon szint

Szintézis: a növényi hormonok szinte minden sejtben termelődhetnek, de minden hormon szintézisének vannak jellegzetes régiói, ill. indukáló tényezői.

Lebontás: a növényi hormonok tényleges szintjét alapvetően a szintézis és lebontás egyensúlya határozza meg

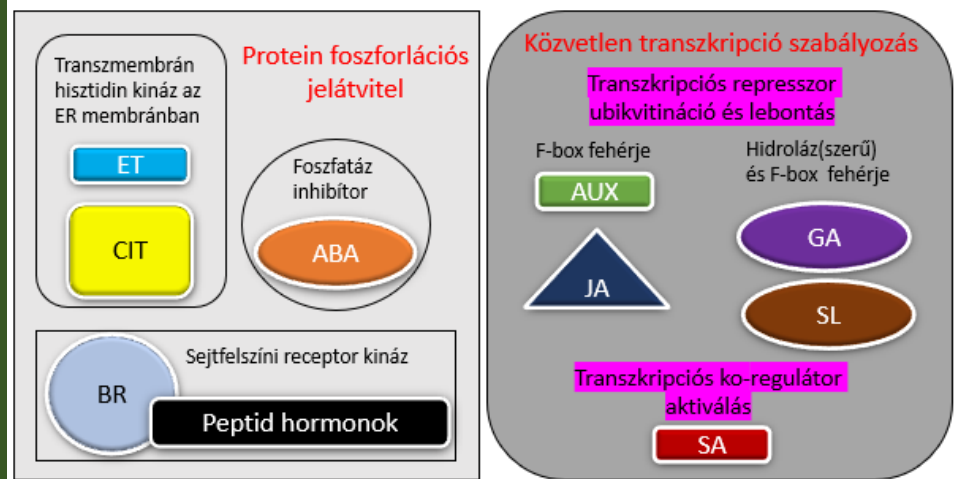
Konjugáció/raktározás: a legtöbb növényi hormon konjugálódhat cukrokkal aminosavakkal illetve módosulhat észterifikációval, metilációval stb. A konjugált formák inaktívak, de belőlük az aktív hormon felszabadítható: raktározási formáknak tekinthetőek.

Transzport: a legtöbb növényi hormon a képződés helyén és nagyobb távolságba transzportálódva is hat. Kivétel a brasszinoszteroid, ami nem transzportálódik. A hosszútávú transzport a xilém és a floem árammal történhet, de az auxin sejtről-sejtre terjedve irányítottan is transzportálódik nagyobb távolságra.

A növényi hormonok érzékelése

A növényi hormonok, a peptid hormonok kivételével, kisméretű molekulák, melyek közvetlenül vagy közvetve (transzporterek segítségével) képesek a sejt belsejébe jutni. Így **túlnyomórészt intracelluláris receptoraik vannak.** **Kivétel a brasszinoszteroid**, melynek a peptid hormonokéhoz hasonlóan sejt felszíni receptora (transzmembrán receptor kináz) van.

Növényi hormonok receptor és jelátvitel típusai



A növényi hormonok legjellemzőbb funkciói

A növényi hormonok egymással kölcsönhatásban szabályozzák a növények minden fejlődési és élet folyamatát (eközben befolyásolják egymás metabolizmusát, transzportját, jelátvitelét): minden folyamatot több hormon szabályoz, de minden hormonnak van rá jellemző jellegzetes szerepe.

AUX

Növekedés: sejtosztódás, sejtmeagnyulás, torpizmusok. Az embrió morfogenezise. Organogenezis: gyökér képződés, hajtáselágazás (gátlás), levél képződés, sejt differenciálódás. Juvenilitás. Termés képződés.

CIT

Sejtosztódás. Organogenezis: hajtásmerisztéma képződés, hajtáselágazás serkentés, gyökér differenciálódása. Tápanyag (nitrogén) eloszlás szabályozása. Juvenilitás, öregedés gátlása.

SL

Hajtáselágazás gátlása, gyökérelágazás serkentése. Stressztolerancia.

BR

Növekedés: sejtosztódás, sejtmeagnyulás, epinasztia. Xilém/floém differenciálódás szabályozása. Fotomorfogenezis. Mag szám, alak, méret. Stressztűrés, védekezés. Öregedést serkent.

GA

Sejtmeagnyulás, sejtdifferenciálódás, hajtás növekedés. Csírázás serkentés, nyugalmi állapot megtörése. Virágzást serkent. Tápanyag mobilizálás a csírázás során. Öregedést gátol.

ABA

Csírázás gátlás. Embrió, mag, termés érésének serkentése. Nyugalmi állapot fenntartása. Abiotikus stressz (szárazság) tolerancia. Sztóma záródás szabályozása. Öregedést serkent.

ET

Sejtmeagnyulás szabályozása. Nyugalmi állapot fenntartása. Abszcisszió. Termés érés serkentése. Abiotikus stressz tolerancia. Öregedést serkent.

SA

Biotróf kórokozók szembeni védekezés, szisztémikus szerzett rezisztencia (SAR). Hőtermelés. Abiotikus stressz tolerancia. Öregedést serkent.

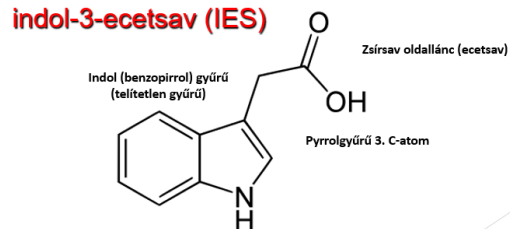
JA

Kártevőkkel és nekrotróf kórokozók szembeni lokális és szisztémikus védekezés. Növekedés gátló, csírázás gátló. Öregedést, érst serkent.

Az auxin metabolizmusa, érzékelése

AUXIN

Az egyetlen „valódi” természetes auxin hormon az indol-3-ecetsav!



Szerkezet-hatás összefüggés: telítetlen gyűrű = pozitív töltés; megfelelő hosszúságú savas oldallánc (karboxil csoport) = negatív töltés; és a kettő közötti megfelelő távolság.

Mesterséges auxinok

2,4-diklór-fenoxiecetsav (2,4-D)

1-naftil-ecetsav (NAA)

picloram dicamba

Szelektív herbicidek
(magas koncentrációban a kétszikűeket károsítják)

Antiauxinok

2,6-diklór-fenoxiecetsav (2,6-D)

2,3,5-trijód-benzoésav (TIBA)

Az auxin hatás kompetitív gátlói

Szintézis

Triptofánból, két enzimatis lépésben (TAA, YUCCA)

Bármely sejtben, de kitüntetett régiók a **hajtás csúcs, fiatal levelek, fiatal termések**

Metabolizmus

A túl magas auxin szint káros

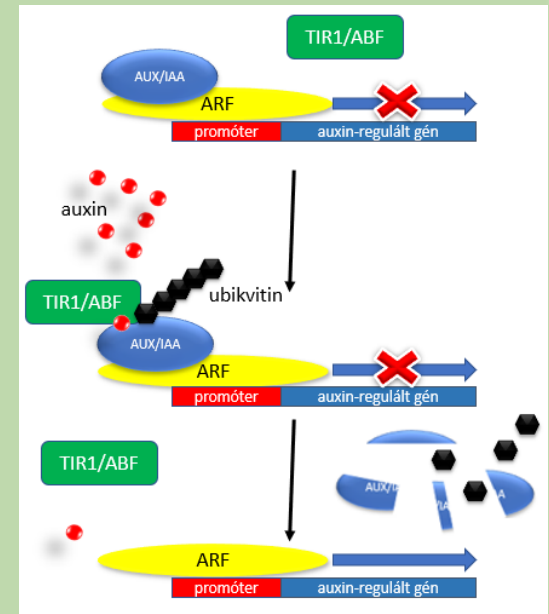
Reverzibilis konjugáció
(aminosavak, cukrok, metilészter)

Lebontás (oxidáció oxindol ecetsavvá)

Érzékelés

Az auxin receptorai, az „AUXIN BINDING FACTOR (TIR1/ABF)” F-box fehérjék, ubiquitin ligáz enzimkomplexek tagjai. Az auxin a TIR1/ABF receptor F-box fehérjét és az AUX/IAA transzkripciós represszor fehérjét „összeragasztja”. Így auxin jelenlétében az AUX/IAA fehérjék a TIR1/ABF fehérjék közvetítésével ubiquitinálódnak és a proteasómában lebontódnak. Az AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF) transzkripciós faktorok az AUX/IAA fehérjék hiányában el tudják indítani az auxin regulált gének működését. Auxin hiányában az ARF-ek működését az AUX/IAA represszorok gátolják.

Ez a jelátvitel rendkívül gyors: az auxin regulált gének akár már 5 percen belül indukálódnak.

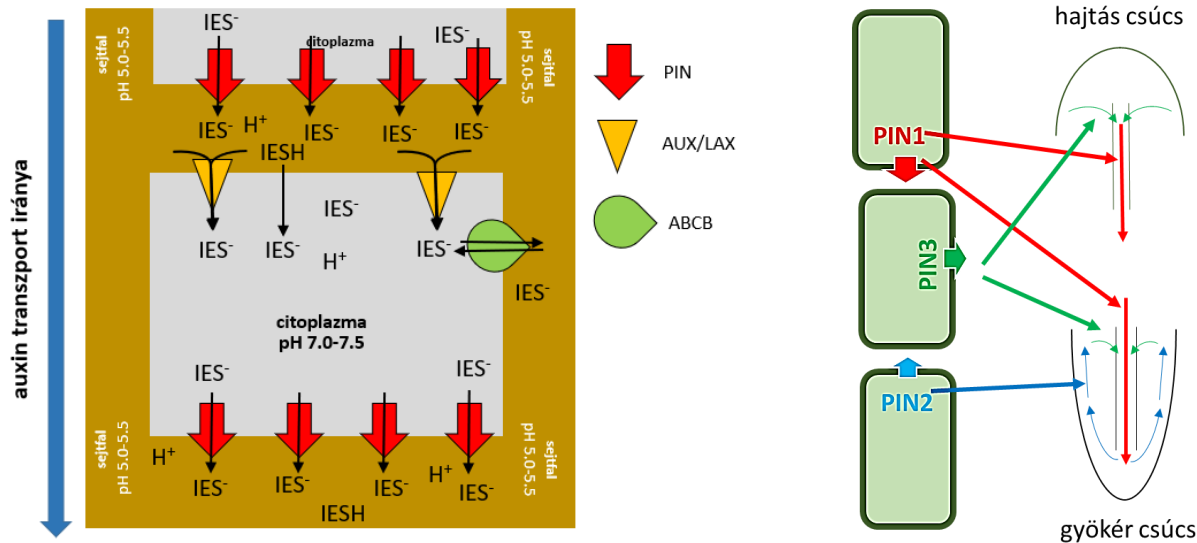


Az auxin poláris transzportja

Az auxin a képződési helyéről irányított transzporttal jut el a növény többi részébe. **Az irányított auxin transzport sejtről-sejtre zajlik a vaszkuláris parenchimában.** A hajtáscsúcstól a gyökércsúcsig történő jellegzetes (de nem egyetlen!) auxin transzport alapvető a növény apikális-bazális szerveződésének kialakításában.

A „kemiozmotikus” elmélet és a transzporterek szerepe:

Az auxin gyenge sav. Az **apoplaszt gyengén savas pH-ja (pH5.5) mellett mintegy 20%-ban protonált (IAAH)** állapotban van – **képes passzívan átdiffundálni a sejtmembránon.** A disszociált IAA⁻ aniont az **AUX/LAX auxin-proton szimporterek** juttatják be a sejtbe. A sejtek belsejében levő auxin mennyiségét **ABCB-típusú auxin pumpák** is szabályozzák. A **sejt belsejének magasabb pH-ja (pH7) az auxin disszociációját eredményezi** (IAA⁻, 99,4%) - **az auxin anion nem képes a membránon átjutni így csapdázódik a sejtben.** Az IAA⁻ kijutását a sejtől **efflux carrier fehérjék (PINOID (PIN))** teszik lehetővé. Mivel ezek **az efflux fehérjék polárisan helyezkednek el a sejtmembránban**, polárisá válik a transzport.



A különböző PIN fehérjék különböző szövetekben különböző irányú auxin transzportért felelősek.

A PIN fehérjék poláris lokalizációja dinamikus, a membránban endocitikus reciklizáció tartja fenn.

Az auxin serkenti a PIN gének transzkripcióját és gátolja az endocitózist – **pozitívan hat a saját poláris transzportjára!**

Az auxin, mint a legjelentősebb növényi morfogén

Auxin transzport **kanalizációs elmélete** („csatornázódás”): Az auxin kiáramlás (flux) stabilizálja a **membránban a PIN fehérjét**, ami fokozza az auxin kiáramlást – **pozitív visszacsatolás!** Az auxint hatékonyan transzportáló sejt auxin gyűjtővé (sink) válik. **Az auxin az auxint hatékonyabban transzportáló sejt felé áramlik!** Az auxin áramlás fokozatosan néhány sejtre, vagy azok keskeny összefüggő csatornájára korlátozódik (kanalizáció) .

Következmény: Auxinban gazdag sejtsorok, lokális gócok illetve auxin koncentráció gradiensek alakulnak ki. Az auxin koncentrációfüggő módon így lokálisan szabályozza a sejtosztódást, sejtmegnyúlást és sejt differenciálódást (más hormonokkal kölcsönhatásban). Ez a növények morfogenezisének meghatározó folyamata.

Példák:

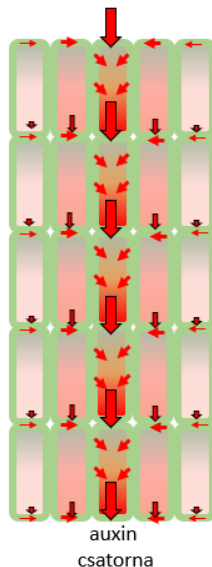
Az embrió apikális-bazális polaritását, radiális majd bilaterális szimmetriáját, az auxin áramlás határozza meg.

A gyökér merisztéma kialakulásához elengedhetetlen az embrió és szuszpenzor határán („hipofízis”) az auxin felhalmozódása.

Egy meghatározottnál magasabb auxin mennyiséget transzportáló sejtsorok procambiummá, majd edénynyalábokká (vaszkuláris szövet) differenciálódnak (pl. levélerek kialakulása).

A hajtásmerisztéma peremén kialakuló auxin gócok a levélkezdemények kialakulásának helyei. A levélállás (fililotaxis) mintázatának kialakulása az auxin transzport önerősítő jellegének köszönhető (egy auxin „góc” elvonja a környezetéből az auxint megakadályozva ott újabb kezdemény kialakulását). Az *Arabidopsis pin1* mutáns virágzati tengelyén nincsenek levelek, virágok („tű”-szerű=PINNOID).

A növények ingerfüggő növekedési mozgásai, a tropizmusok, a inger hatására kialakuló egyenlőtlen auxin megoszlásnak és a következőképpen kialakuló egyenlőtlen sejtmegnyúlásnak köszönhetőek.



Fogalom magyarázat

Másodlagos anyagcsere: az organizmus alapvető működéséhez nem szükséges anyagcsere

Izoprenoidok/terpenoidok: Az izoprén (2-metilbuta-1,3-dién; összegképlete: C_5H_8) kettős kötéseivel lévén polimerizációs hajlamot mutat. Az izoprén egységekből álló vegyületeket terpéneknek (izoprenoidoknak), az ezekből levezethető szénhidrogéneket és oxigéntartalmú származékaikat terpenoidoknak nevezzük.

Az ubiquitin-függő fehérjelebontó rendszer: Az ubiquitinek kis fehérje molekulák, amelyek megfelelő enzimek közreműködésével (ubiquitin aktiváz, ubiquitin konjugáz és ubiquitin ligáz) képesek egymáshoz és ún. destruktív jelet hordozó fehérjékhez kovalensen kapcsolódni. A poliubiquitinált fehérjét nagyméretű proteolitikus komplex (proteasóma) ismeri fel és gyorsan degradálja. A lebontási folyamat kezdeti lépéseként a lebontandó célfehérjék felismerését és az ubiquitin-ligázhoz történő kapcsolását az **F-box fehérjék** végzik.

Bakteriális két-komponens rendszer: A prokariótákban elterjedt jelátviteli rendszer. Két fehérjét foglal magába: egy hisztidin kinázt és egy válaszregulátort. A hisztidin kináz két fontos doménnel rendelkezik: egy input és egy transzmitter doménnal. Az input domén felelős a szignálérzékelésért, amit a transzmitter domén autofoszforylációja követ egy hisztidin aminosavon. A válaszregulátor szintén két domént tartalmaz: egy fogadó (receiver) és egy transzkripciós aktivátor (output) domént. Az aktivált hisztidin kináz hisztidinjéről a foszforyl csoport átadásra kerül a válaszregulátor egy aszpartát csoportjára (**foszfofotranszfer reakció**). Ez aktiválja az output domént és így a génátíródást.

Tropizmusok: Egyirányú inger hatására bekövetkező növekedési mozgások. Növekedés irány szerint lehet pozitív vagy negatív, orto vagy plagitropos. Inger szerint lehet foto-, gravi-, termo-, higro-, tigmotropizmus. Az érzékelés és a válasz helye nem azonos. A **Cholodny-Went hipotézis** szerint a tropizmusok oka az auxin eloszlásában kialakuló egyenlőtlenség, ami az adott szerv két oldalán egyenlőtlen növekedést eredményez.

Apoplaszt: a sejtfal tere.

Carrier fehérje. A carrier-fehérjék a transzportálandó anyagot megkötik, konformációváltozást szenvednek és azt a membrán másik oldalán leadják (másodlagos transzport).

Szimporter: Az olyan carrierek funkcionális megnevezése, amelyek egy vegyület transzmembrán szállítását összekapcsolják ionok egyidejű és ugyanazon irányba történő szállításával.

ABC transzporter: olyan integráns fehérjekomplex, mely ATP bontásból származó energia hatására reverzibilis konformáció-változást szenved, ligandját pedig az ellentétes oldalra juttatja (elsődleges transzport).