

ISSN 1029-8940 (Print)  
ISSN 2524-230X (Online)

## АГЛЯДЫ REVIEWS

УДК 581.1  
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-75-88>

Поступила в редакцию 24.08.2022  
Received 24.08.2022

И. Д. Вологовский, С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская

*Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь*

### БИОФИЗИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ВНУТРИКЛЕТОЧНОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ (ТРАНСДУКЦИИ) В ВЫСШИХ РАСТЕНИЯХ

**Аннотация.** В данном обзоре рассматриваются три фундаментальных процесса, протекающих в растительных организмах под влиянием факторов внешней среды (свет и сила тяжести) и имеющих ключевое значение для функционирования растений. В случае света это фитохромная регуляция и фототропизмы, третий рассматриваемый процесс – гравитропизм. Фитохром – фоторегуляторная реакция, при подавлении которой растение не может нормально развиваться. Фототропизмы и гравитропизм растениям крайне нужны, и они выработаны в ходе эволюции. Указанные процессы реализуются по одной и той же логической схеме: рецепция стимула – сигнальные процессы в клетке (трансдукция) – собственно биологический эффект. В соответствии с этой схемой осуществлялось и рассмотрение указанных процессов. В результате приведены данные о том, что рецепторные стадии реакций принципиально различаются из-за природы рецепторов. Сигнальные процессы протекают с участием большого числа низко- и высокомолекулярных медиаторов биофизических, биохимических и генетических реакций. Обращается внимание на то, что одни те же медиаторы представлены в сигнализации, а также в принципиально различающихся по конечному эффекту процессах, что, как предполагается, свидетельствует о наличии в клетке не отдельных для каждого стимула сигнальных цепочек, а регуляторной сети, сформированной на базе вертикальных и горизонтальных цепей трансдукции.

**Ключевые слова:** фитохромная регуляция, фототропизмы, гравитропизм, высшие растения, сигнальные процессы, трансдукция

**Для цитирования:** Вологовский, И. Д. Биофизические механизмы внутриклеточной сигнализации (трансдукции) в высших растениях / И. Д. Вологовский, С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сэр. біял. навук. – 2023. – Т. 68, № 1. – С. 75–88. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-75-88>

Igor D. Volotovskii, Sviatlana V. Sukhaveyeva, Elena M. Kabachevskaya

*Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

### BIOPHYSICAL MECHANISMS OF INTRACELLULAR SIGNALING (TRANSDUCTION) IN HIGHER PLANTS

**Abstract.** Three fundamental processes running in plant organisms under influence of environment (light, gravity) and key importance were considered. In the light case these are phytochrome regulation and phototropism considering process is gravitropism. Phytochrome is responsible for regulatory reaction at the inhibition of which the plants cannot be normally developed. The plants do not need phototropism and gravitropism. They were elaborated by evolution as protective reactions to optimize the plant vitality. All these processes are realized according to one and the same logical scheme: stimulus reception, signaling processes in plant cell (transduction) and proper biological effect. According to this scheme the three reactions were considered. As the result the data about the reception stages are principally different because receptor nature. Signaling processes proceed with participation of many low molecular and high molecular mediators to participate and biophysical, biochemical and genetic reactions. One fact attracts attention that the same mediators are involved to signaling ending by principally different final biological effect. This allows to suggest the existence in plant cell no separate chains for each stimulus but regulatory network formed by lateral and horizontal transduction chains.

**Keywords:** phytochrome regulation, phototropism, gravitropism, higher plants, signaling processes, transduction

**For citation:** Volotovskii I. D., Sukhaveyeva S. V., Kabachevskaya E. M. Biophysical mechanisms of intracellular signaling (transduction) in higher plants. *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2023, vol. 68, no. 1, pp. 75–88 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-75-88>

**Введение.** Под внутриклеточной сигнализацией понимают комплекс процессов, которые протекают в клетке в период между первичным действием внешнего фактора на клетку и конечным собственно биологическим эффектом. В процессе развития растений они находятся под постоянным воздействием биологически значимых экстремальных абиотических факторов внешней среды, которые, как правило, оказывают существенное влияние на внутриклеточные процессы, которые лежат в основе их жизнедеятельности. Действие факторов внешней среды может носить как позитивный, так и негативный характер. В первую очередь это касается влияния света, прямо не связанного с фотосинтезом. В этом случае речь идет о многообразном регуляторном воздействии света, реализуемом в растении с помощью специализированных фоторецепторных белков фитохрома и криптохрома, оптимизирующих практически все внутриклеточные морфогенетические процессы, чего не наблюдается при скотоморфогенезе у растений, находящихся в темноте. Во втором случае функционирование клетки никак не связано с действием света, и растение может легко обходиться без него. Высшие растения, к сожалению, фиксированы в пространстве и не могут менять свою локализацию, чтобы «избежать беды». Тем не менее природа предусмотрела механизмы, благодаря которым растениям удастся ослабить вредное внешнее влияние и тем или иным способом оптимизировать свое существование. Реакция растений на действие этих факторов получила название «биофизический тропизм». По сути дела, тропизмы – это ростовые движения органов растений (стебля, корня, листьев), их ориентация в пространстве, обусловленные направленным действием какого-либо фактора. В зависимости от его природы различают фото-, механо-, хемо-, грави-, термо-, тигмо- и электротропизмы и др. В случае тропизмов это или неравномерный рост его органов в сторону действующего фактора (положительный тропизм) или от него (отрицательный тропизм).

Наряду с тропизмами еще один вид движения представляют настии. Настии – это движения органов растения, вызываемые внешним фактором, не имеющим строгой направленности и действующим равномерно на все растение. Факторами, вызывающими настические движения, являются изменения температуры, освещенности, влажности воздуха в течение суток. Различают термо-, фото-, хемо-, гидро-, тигмо-, сейсмо-, электро- и травмонастии. К настическим движениям способны лишь двусторонне-симметричные органы (листья, лепестки).

В перечень факторов, оказывающих негативное влияние, кроме света входят и другие типы внешних абиотических воздействий. Реакция растения на них, как уже упоминалось, получила название тропизм. В упрощенном варианте и регуляторные фитохромные реакции, и тропизмы включают в себя рецепцию растительной клеткой действующего фактора, первичную реакцию на уровне рецептора, внутриклеточную сигнализацию (или трансдукцию) с помощью различных внутриклеточных медиаторов, активацию биофизических, биохимических и генетических систем клетки и собственно биологический эффект – модификацию процессов жизнедеятельности. Рецепторы растений, улавливающие внешние сигналы, отличаются не только по количеству, но и по своей природе и локализации. Как правило, они находятся внутри растительной клетки в свободном или в связанном с внутриклеточными мембранами состоянии. Учитывая наличие большого массива данных по этой проблеме, которые вряд ли можно обобщить в отдельной статье, рассмотрим три наиболее важных процесса, вызываемых действием внешних факторов: фитохромную регуляцию, фототропизмы и гравитропизм.

**Фитохромная регуляция.** Фитохромы – это светосенсорные внутриклеточные хромопротеиды, с помощью которых в высших растениях осуществляются такие важные процессы, как прорастание семян, фотоморфогенез проростков растений, эффект избегания тени, состояние покоя, циркадные ритмы, зацветание и старение (рис. 1) [1]. В состав канонической макромолекулы фитохрома входят N-терминальный фотосенсорный и C-терминальный регуляторный модули (участки). Фотосенсорный модуль включает в себя три консервативных регуляторных домена: аминокислотное чередование Per/Arnt/Sim, цГМФ фосфодиэстеразу и собственно простетическую группу фитохрома (PHY) – разомкнутый билитриеновый тетрапиррол.

Данные структуры играют существенную роль в улавливании квантов света и претерпевают инверсию между двумя фотообратимыми конформационными состояниями с характерными максимумами поглощения света 650–670 нм и дальнекрасной формой 705–740 нм, обозначаемыми

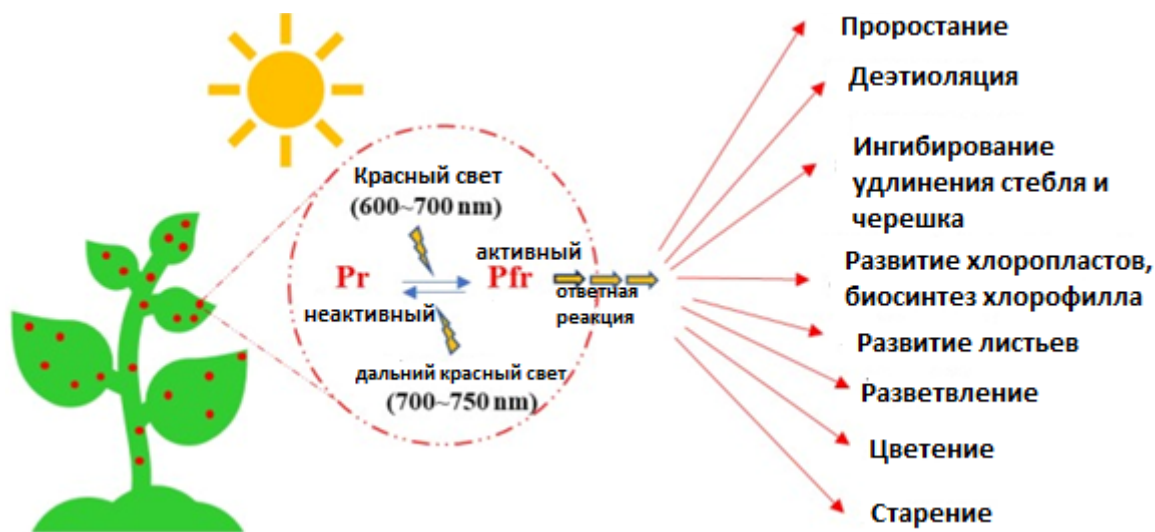


Рис. 1. Типы фитохром-зависимых эффектов в высших растениях [1]

Fig. 1. Types of phytochrome dependent effects in higher plants [1]

символами Pr и Pfr. Каждая форма представляет собой димер с молекулярной массой порядка 240 кДа, фоточувствительность обеспечивается разомкнутым тетрапиррольным хромофором, ковалентно связанным с N-терминальным модулем каждого мономера. С-терминальный модуль содержит PAS–PAS повтор, который следует за гистидинкиназным доменом. Семейство растительных фитохромов кодируется в ядре и представлено в высших растениях шестью фоторецепторными макромолекулами – *PHYA*, *PHYB/C*, *D*, *E* и *PHYE*. Фитохромы синтезируются в неактивном Pr-состоянии. Pfr-форма инактивируется при облучении дальнекрасным светом и в ходе темновой термальной релаксации. Фитохромы в клетке находятся в состоянии димеризации и существуют в виде трех структурных форм: Pr–Pr, Pfr–Pr и Pfr–Pfr (рис. 2, а). Благодаря фотоконверсии и термальной релаксации различают светочувствительный (PhyA) и светостабильный (PhyB, PhyE) фитохромы, среди которых phyA ответственен за биологическую активность. В темноте фитохром находится в Pr-форме. При этом время темновых условий должно быть длительным (рис. 2, b). Учитывая, что фитохромный ответ растения зависит от пропорции Pfr-конформера в фитохромном фонде, процесс сигнализации зависит от интенсивности света, его длины волны и температуры. В основе превращения Pr в Pfr лежит фотохимическая реакция фотоизомеризации билитриенового хромофора, которая проходит через ряд промежуточных стадий и завершается конформационным переходом белкового носителя и изменением спектральных и функциональных параметров фоторецепторного белка. Pfr является стартовым событием сигнальной трансдукции, в конечном счете приводящей к биологическому эффекту. Прежде чем перейти к рассмо-

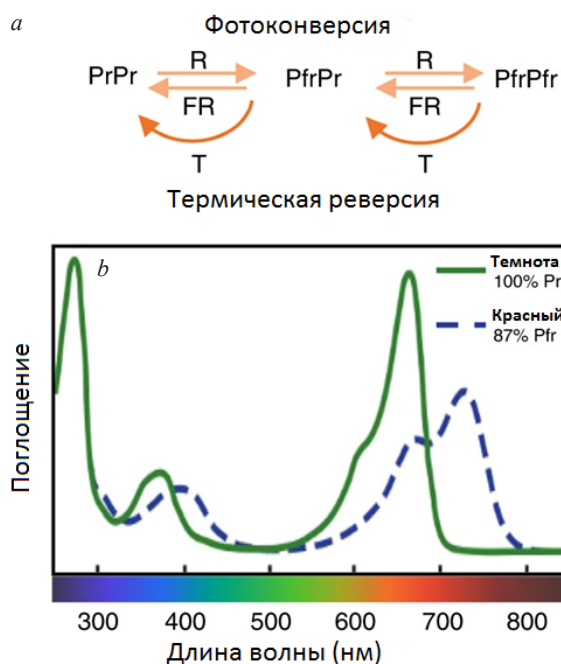


Рис. 2. Схемы, иллюстрирующие состояние фитохрома в клетке: а – переходы между димерными состояниями фитохрома, b – спектры поглощения красной и дальнекрасной форм фитохрома А [2]

Fig. 2. Schemes illustrating the state of phytochrome in the cell: a – the transitions between dimeric states of phytochrome, b – absorption spectra of red and far-red of phytochrome forms [2]

трению процессов сигнализации, следует привести перечень реакций, которые фитохром-зависимы от интенсивности красного света. Различают три группы реакций: VLFR-реакции очень низкой интенсивности, LFR-реакции низкой интенсивности и HIR – высокоэнергетические реакции. Описаны также два типа HIR, обозначенные как R-HIR и FR-HIR. На рис. 3 приведена информация об этих реакциях.

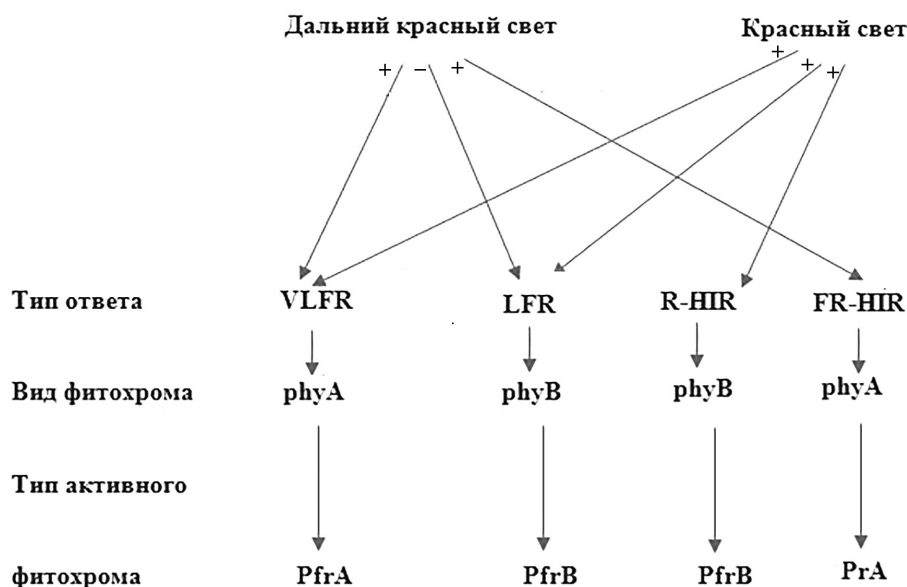


Рис. 3. Схема перехода одной формы фитохрома в другую под влиянием света [1]

Fig. 3. Scheme of the transition of one form of phytochrome to another under the action of light [1]

Схема на рис. 3 свидетельствует о сложном характере ответов и, следовательно, о наличии разнообразных путей сигнализации, специфически организованных с точки зрения природы и числа формирующих их компонентов. Для понимания особенностей строения сигнальных цепочек имеют значение события в цитоплазме клетки, где фитохромы синтезируются и в темноте представлены красной формой, и в ядре, так как красный свет включает экспрессию большого числа так называемых светоиндуцибельных генов. Кроме того, на процессы сигнализации оказывают влияние самые разные низкомолекулярные регуляторные молекулы и биохимические реакции, являющиеся результатом образования биологически активного фитохрома. Еще в 1990-е годы считалось, что сигнализация – это набор пространственно изолированных линейных цепей. Однако в последние годы общепринятым стало понимание того, что сигнализация представляет собой высокоупорядоченную многомерную цепь событий, объединенных в единую сеть. При этом события имеют место и в цитоплазме, и в ядре клетки, и даже в хлоропластах. Важную роль при этом играют протеосомы, с помощью которых осуществляется деградация хромопротеида и интермедиатов его превращений. Двумя узловыми моментами сигнальной трансдукции фитохрома являются транспорт фитохрома после его фототрансформации из цитоплазмы в ядро и его действие на уровне генома клетки, которые меняют палитру экспрессии многих генов, связанных с фенотипическими проявлениями после превращения красной формы хемотеина в дальнюю красную.

В растениях, находящихся в темноте, все пять форм фитохрома локализованы в цитоплазме клетки. Однако после освещения растений красным светом через несколько минут они все оказываются в ядре, где формируются в белковый комплекс – фототело. Размеры этого комплекса и распределение в ядре контролируются интенсивностью света облучения и его продолжительностью. Не вдаваясь в механизм транслокации макромолекул фитохрома из цитоплазмы в ядро, который, к сожалению, еще не до конца изучен, следует отметить, что для транспорта критическое значение имеет ряд сложноорганизованных белковых факторов. Это комплекс COP1/SPA1



(constitutively 1 (COP1)/suppressor of PHYA), который инактивирует несколько специализированных факторов PISs (phytochrome interacting factors) и выступает как негативный регулятор сигнализации. В темноте COP1 находится в ядре, но после фототрансформации фитохром выходит в цитоплазму, где и реализует свое биологическое действие. Позитивными регуляторами являются два специфических белка – FHY1 (far-red elongation 1) и FHL (FHY1-like). Каждый из них включает две функциональные группы – NLS (nuclear localization signal) и NES (nuclear export signal). Все взаимодействия между факторами происходят на уровне N-терминального домена макромолекулы фитохрома. Предполагается [3], что транспорт фитохрома в системе цитоплазма–ядро происходит согласно схеме, приведенной на рис. 4.

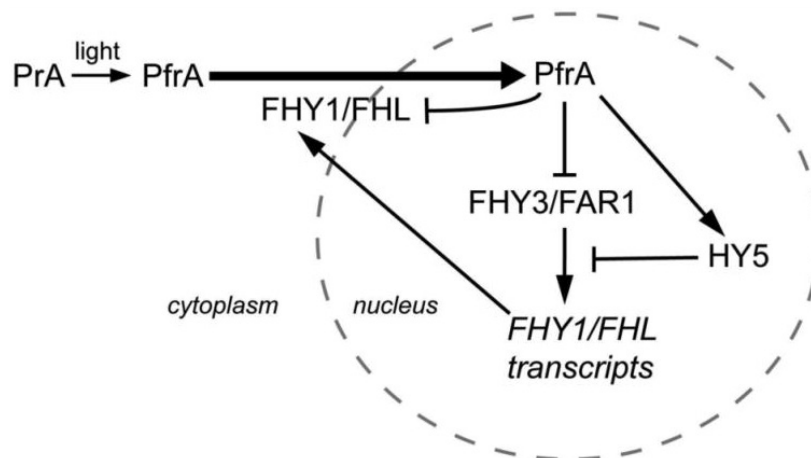


Рис. 4. Упрощенная схема, описывающая транспорт фитохрома из цитоплазмы в ядро и из ядра в цитоплазму [3]

Fig. 4. Simplified scheme describing the phytochrome transport from cytoplasm to nucleus and from nucleus to cytoplasm [3]

В реальности FHY1/FHL выполняют роль челночных белков. Вместе с Pfr они проникают в ядро и после его разрушения возвращаются в цитоплазму. Все эти механизмы были установлены с помощью многих мутантов, дефицитных по регуляторным белкам. Согласно данной модели, содержание челночного комплекса FHY1/FHL имеет ключевое значение для реализации фитохромной сигнализации. В свою очередь экспрессия FHY1/FHL контролируется двумя регуляторными белками – FHY3 (far-red elongated hypocotyl 3) и FAR1 (far-red impaired response 1), которые связываются с промоторными участками генов-мишеней и подавляют их экспрессию. Еще одним регуляторным механизмом при высоких концентрациях Pfr является фосфорилирование FHY1. Примечательно, что протеасомы ингибируют преимущественно фосфорилированные белки.

После доставки в ядро и формирования прототела молекула Pfr принимает участие в регуляции экспрессии фотоиндуцибельных генов с помощью набора транскрипционных факторов. Главные из них следующие: LAF1 (long after far-red light 1), HFR1 (long hypocotyl in far-red 1), HY5 (elongated hypocotyl 5) и PIF3 (phytochrome interacting factor 3). В цепи сигнализации данные факторы локализованы после фитохрома. Установлено, что факторы могут вступать в комплекс с FHY1 и/или FHL и что PhyA может взаимодействовать с промоторными участками генов. В то же время существует и другая точка зрения [3]. У мутантов арабидопсиса, дефицитных по FHY1 FHL, хорошо воспроизводится эффект активации светоиндуцибельных генов. Это свидетельствует о том, что в клетке, как уже упоминалось выше, работают не отдельные прямые цепочки трансдукции, а существует регуляторная сеть сигнальной трансдукции, в которой ряд вертикальных и горизонтальных цепочек взаимодействует друг с другом. Однако, несмотря на пертурбации в клетке, сигнал от фоторецептора должен достичь своей финальной мишени, так как это чрезвычайно важно для вегетации, роста и других этапов жизнедеятельности растения. Следует отметить также, что транспорт фитохрома из цитоплазмы в ядро был сначала зарегистрирован у PhyB, но более детально это явление было изучено у PhyA. Кроме длительных по

времени фотоиндуцибельных ответов с лаг-фазой, которые реализуются на уровне генома, описаны и быстрые ответы, наблюдаемые через несколько минут после К-облучения. Это свидетельствует о том, что в основе этих ответов лежат сигнальные процессы в цитоплазме клетки. Существенное влияние на процесс транспорта оказывают ионы  $\text{Ca}^{2+}$  и мононуклеотид цГМФ [4–6]. Именно  $\text{Ca}^{2+}$  и цГМФ наряду с регуляцией транспорта фитохрома в ядро принимают участие в реализации быстрых фитохромных ответов. Что касается процессов в ядре, то  $\text{Ca}^{2+}$  и цГМФ контролируют по крайней мере синтез антоцианов и развитие хлоропластов [7].

**Фототропизмы.** Как упоминалось выше, свет – один из самых эффективных факторов внешней среды, которые контролируют рост и развитие растения через специализированные фоторецепторы, улавливающие биологически активный свет и обеспечивающие индукцию, модуляцию и реализацию фототропного ответа высшего растения [8]. За последние несколько десятилетий фототропизмы у высших растений хорошо изучены. Оказалось, что в основе эффекта реориентации роста органов растения (положительный фототропизм в направлении источника света или отрицательный в направлении от источника света) лежит латеральное перемещение гормона роста ауксина, которое в зависимости от знака фототропизма приводит к образованию на противоположной или освещенной стороне стебля области клеточной элонгации [9]. Рецепторы, поглощающие биологически активный свет, получили название рецепторов голубого света (ГС). Идентифицировано два рецептора – PHOT1 и PHOT2 [10]. На рис. 5 приведено описание этого процесса в высшем растении, индуцированного голубым светом фототропизма.

PHOT1 контролирует реакции, запускаемые низкоинтенсивным ГС. Именно он ответственен за фототропизм, в то время как при умеренных интенсивностях ГС оба фоторецептора работают на полную мощность. Кроме фототропизма оба фоторецептора вовлечены в процессы, связанные с повышением эффективности фотосинтеза. Так, например, они контролируют открывание устьиц, экспансию стебля и листьев и их подвижность, чтобы создать более благоприятные условия для поглощения фотосинтетически активного света. При низких интенсивностях света оба фототропина стимулируют ориентацию хлоропластов перпендикулярно к падающему свету, а при высоких интенсивностях благодаря phot2 хлоропласты передвигаются к краю листа, чтобы уклониться от падающего на растение света. У обоих фототропинов сходны строение полипептидной цепи и организация доменов. N-терминальная половина макромолекулы содержит фотосенсорную область, а C-терминальная – домен протеинкиназы D. Фотосенсорная порция фототропинов содержит два повторяющихся домена, содержащих по ~110 аминокислотных остатков, получивших название LOV1 (light, oxygen and voltage) и LOV2, с которыми соединены по одной молекуле FMN (flavin mononucleotide) как поглощающей свет простетической группе. В темноте FMN нековалентно ассоциирован с LOV-доменом, но под влиянием ГС FMN образует с ним обратимый аддукт, вступая в реакцию с расположенным рядом Cys-остатком. Хотя фотоциклы фототропинов сходны, однако LOV1, по-видимому, регулирует димеризацию рецепторных молекул, а LOV2 – активность C-терминальной протеинкиназы D. В отсутствие света LOV2 принимает свернутую конформацию и стерически ингибирует PKD. После облучения аддукт разрушается и PKD вновь становится активной, в результате чего происходит множественное автофосфорилирование сериновых остатков в макромолекуле фоторецептора. Считается, что фосфорилированные фототропины являются их активированной версией. Протеинкиназа D состоит из нескольких белковых семейств. Как и в случае с фитохромом, к изучению механизмов действия фототропинов были привлечены разнообразные мутанты, с помощью которых были получены доказательства, что в фототропной сигнализации существенное значение имеет автофосфорилирование PHOT1. Хотя в темноте оба фототропина тесно связаны с плазматической мембраной, после обесцвечивания ГС они выходят в цитоплазму, где взаимодействуют с клатрином (активатором эндоцитоза). Интернализация макромолекул фототропинов происходит после их автофосфорилирования. Определено, что фосфорилируется Сер-851. Как и в случае с животными клетками, когда связывание лиганда вызывает моно/мультиубиквитинизацию плазматической мембраны со взаимодействующим с ней рецептором и последующим эндоцитозом комплекса, есть все больше оснований полагать, что сходная картина наблюдается и с фототропинами.

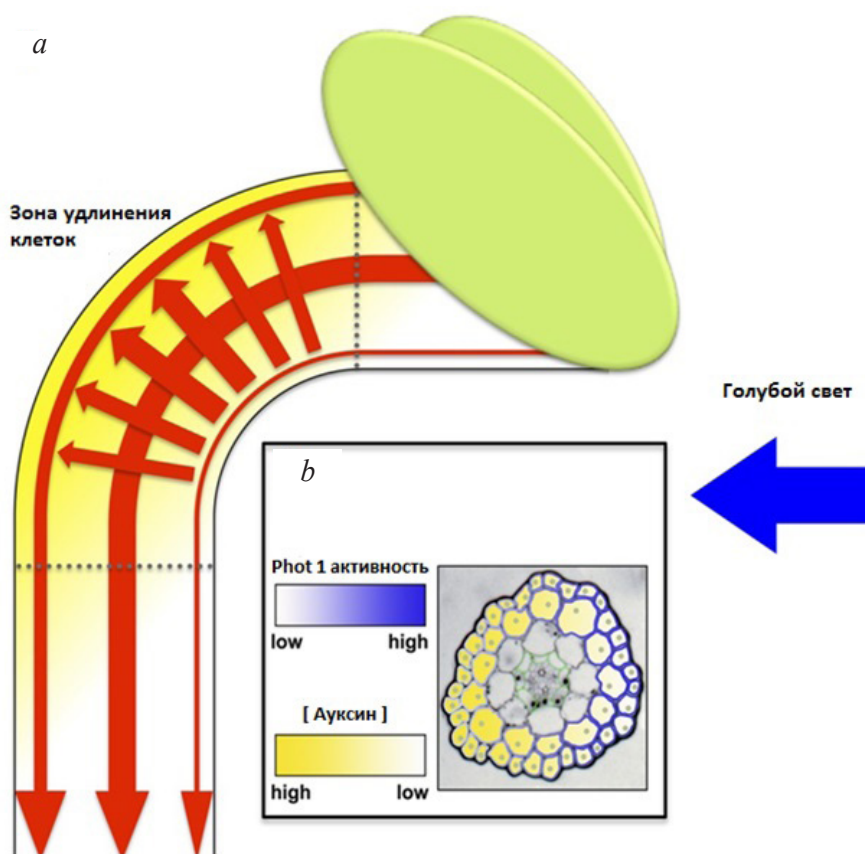


Рис. 5. Индуцированный голубым светом фототропизм в высшем растении, в основе которого лежит установление дифференциального градиента ауксина [10]: *a* – схема, объясняющая фототропный изгиб hypocotyl. Ауксин синтезируется в апикальной части стебля и транспортируется в корни по сосудам стебля и в клеточные эпидермальные и суэпидермальные слои (красные стрелки, направленные вниз). В проростках растений, растущих в темноте, количество транспортируемого ауксина не отличается от его количества на всех участках hypocotyl проростков. В проростках, облученных направленным голубым светом, возникает дифференцирование потока ауксина вниз. Голубой свет также вызывает латеральное перераспределение фитогормона с освещенной в затемненную часть hypocotyl. Благодаря этим эффектам наблюдается различное накопление фитогормона в зоне элонгации затемненной части по сравнению с освещенным участком; *b* – схема среза через зону элонгации в hypocotyle проростков *Arabidopsis*, иллюстрирующая образование градиента активности phot1 и накопление ауксина. Точками показаны ядра клеток двух клеточных слоев. Зеленым цветом помечены эндодермальные клетки и латеральное перемещение гормона роста ауксина, которое приводит к образованию (в зависимости от знака фототропизма) на противоположной или освещенной стороне стебля области клеточной элонгации

Fig. 5. Blue light-induced phototropism in a higher plant, which is based on the establishment of a differential auxin gradient [10]: *a* – scheme explaining the phototropic bending of the hypocotyl. Auxin is synthesized in the apical part of the stem and transported to the roots through stem vessels and to the cellular epidermal and suerepidermal layers (red arrows pointing down). In seedlings of plants growing in the dark, the amount of transported auxin does not differ from its amount in all areas of the seedling hypocotyl. In seedlings irradiated with directional blue light, a downward differentiation of the auxin flow occurs. Blue light also causes lateral redistribution of the phytohormone from the illuminated to the dark part of the hypocotyl. Due to these effects, there is a different accumulation of the phytohormone in the elongation zone of the darkened part compared to the illuminated area; *b* – scheme of a section through the elongation zone in the hypocotyl of *Arabidopsis* seedlings, illustrating the formation of a phot1 activity gradient and the accumulation of auxin. The dots show the cell nuclei of two cell layers. Endodermal cells and lateral movement of the growth hormone auxin are marked in green, which leads to the formation (depending on the sign of phototropism) of the area of cell elongation on the opposite or illuminated side of the stem

Обнаружено, что изменение содержания цитозольного Са обусловлено фототропизмом, индуцированным голубым светом [12].

Позднее было обнаружено, что PHOT1 взаимодействует с особым белком – ABCB19 (АТР-binding cassette B), относящимся к семейству трансмембранных транспортеров [13], который, как полагают, является переносчиком, ответственным за выбор ауксина. Оказалось также, что ABCB19

может ингибироваться PHOT1-зависимым фосфорилированием, при этом активируется фототропный изгиб. Центральное место в реализации биологического эффекта фототропина занимает фитогормон ауксин, градиент которого устанавливается под влиянием ГС и, как следствие, в результате модификации транспорта фитогормона. Как известно, ГС вызывает асимметричное клеточное распределение ауксина, что связано с особенностями транспорта фитогормона. Обнаружено 8 PIN-белков. Пять из них представляют собой полноразмерные канонические транспортные белки и облегчают выброс ауксина через плазматическую мембрану, в состав которой они входят. Три остальных частично модифицированы по длине аминокислотной цепочки и контролируют внутриклеточную подвижность. PIN1 и PIN2 являются основными переносчиками ауксина в стебле и корнях в течение всех стадий развития растения. PIN3, PIN4 и PIN7 экспрессируются слабо, и их локализация (аполярная и полярная) особенно чувствительна к внутренним и внешним сигналам. Так, в темноте PIN3 локализована полярно в гипокотиле и корнях, в то время как после фототропной стимуляции он занимает полярную позицию. От темноты или освещенности зависит его экспрессия и локализация относительно эндодермальных клеток. Считается, что PIN3-фактор связан с асимметричным распределением фототропина как внутри отдельных эндодермальных клеток, так и между освещенной и затемненной частями проростков. Характерно, что у мутанта, дефицитного по PHOT1, этот эффект отсутствует, а у ноль-мутанта PIN3 практически отсутствуют эффекты, индуцированные фототропином, как в гипокотиле, так и в корнях. Изучение мутантов PIN-белков позволило заключить, что все эти белки в той или иной степени вносят свой вклад в фототропный ответ растения. Что касается ABCB-белков, то их участие в фототропизме является вопросом дискуссии. Принято считать, что ауксин вызывает быстрые изменения на уровне транскрипции генов. В последние годы была разработана молекулярная модель этих событий, которая включает: 1) ДНК-нуклеотидную последовательность (мишень) в ДНК AuxREs (auxin response elements); 2) регуляторы транскрипционного связывания ДНК (ARF); 3) ARF-связывающие репрессорные белки (AUX/IAA); 4) корепрессорный белок TRL (Topless); 5) E3 убиквитин-лигазный комплекс; 6) ауксин [14]. Модель представляет собой описание простого выключателя транскрипции, чувствительного к локальной концентрации ауксина. Модель описывает события на уровне клетки при его низкой и высокой концентрациях. Такие мишенные гены кодируют белки, которые вовлечены в ауксин-зависимую клеточную элонгацию. В работе Эсмона с сотр. [15] идентифицировано 8 генов, которые ответственны за увеличение накопления мРНК в тех участках гипокотилия, где уровень ауксина растет параллельно амплитуде изгиба, не проявляется у мутантов, чья функция соответствует амплитуде ауксин-регулируемого роста. Результаты изучения фототропной сигнализации в растениях показали, что главным ее регулятором является фитогормон ауксин. Несмотря на простоту и конкретность физиологического ответа, поражает необычайная сложность механизма его реализации. Процесс превращения световых сигналов в адаптивные фототропные ответы включает 6 фоторецепторов (phot1, phot2, phyA, phyB, cry1, cry2); сложноорганизованный рецепторный комплекс ГС; по крайней мере 9 ауксиновых транспортеров, каждый из которых имеет собственную систему регуляции активности и внутриклеточную локализацию; 7 экстра- и интрацеллюлярных ауксиновых рецепторов; системы экспрессии генов с множественными регуляторами транскрипции; кооперативные связи с системами сигнализации действия других фитогормонов этилена, брассиностероидов, гибберрелиновой кислоты и фитохрома. Все это свидетельствует не только о сложности сигнализации фоторопинов, но и о далеко не полном ее изучении.

**Гравитропизм.** Обычно корни растений растут в почве вертикально вниз, где они закоривают растение, которое получает из почвы воду и питательные вещества, необходимые для его роста и развития. Вертикально растет и центральный стебель растения. Как упоминалось ранее, растения необратимо связаны с местом своего роста, но постоянно реагируют на направленные сигналы из внешней среды, которые они используют для оптимизации жизнедеятельности – своего основного предназначения. К ним относятся газовый обмен, фотосинтез (стебли и листья) и потребление воды и питательных веществ (корни). Наряду с рассмотренными выше сигналами большое значение имеет сила земного притяжения, представляющая собой направленный сигнал Земли, благодаря которому растения реализуют механизм направленного роста, необхо-



димого для формирования экосистем [16]. Большинство органов растения реагируют на этот сигнал. Так, стебли растут вертикально вверх (негативный ортогравитропизм), а корни вертикально вниз (позитивный ортогравитропизм). Боковые органы не подчиняются этому воздействию и растут под определенным углом к стеблю. Этот угол получил название GSA (gravity set point angle). Параметры GSA заложены в геноме растения, но GSA может меняться под влиянием влаги в почве (корни растут вглубь), избытка удобрения (например, фосфора), что вызывает рост боковых корней, позволяя лучше использовать поверхностные слои почвы. Это означает, что корни хорошо адаптируются к условиям окружающей среды, что имеет большое значение для земледелия. В ходе роста растение использует комбинацию клеточного деления в апикальной меристеме и удлинение клеток в EZ (elongation zone). После реориентации под влиянием силы тяжести органы возвращаются к параметрам GSA. В основе этого эффекта лежат рецепция сигнала, сигнальные процессы (трансдукция), приводящие к биохимическим изменениям в системе и в конечном счете к изгибу стебля или корня. Следует отметить, что природа сигнальных процессов, индуцированных силой земного притяжения, в стеблях и корнях практически одинакова, поэтому остановимся на информации, касающейся прежде всего корней и в меньшей степени стеблей.

В корнях рецепция сил земного притяжения осуществляется в корневом чехлике, покрывающем область его апикальной меристемы. Разрушение чехлика разными способами приводит к исчезновению способности растения к гравитропизму корней. Клетки зоны деления чехлика обладают уникальным строением. Во-первых, они характеризуются большими размерами, во-вторых, в их цитоплазме практически нет никаких органелл и элементов цитоскелета, и, в-третьих, в них содержится большое число наполненных крахмалом амилопластов-пластид, получивших название статолитов (рис. 6). Именно им отводится главная сенсорная роль. В случае пространственной периориентации растения амиопласты группируются в нижней части клетки, запуская процесс трансдукции. Этот момент характерен также для мутантов, дефицитных по синтезу крахмала [17].

Предложены модели трансдукции гравитропического сигнала [18–21], включая модели статолитного давления,  $\text{Ca}^{2+}$ -механочувствительных каналов, фосфоинозитидную модель. По мере их появления они были подвергнуты детальной проверке, в первую очередь с использованием прямых измерений содержания  $\text{Ca}^{2+}$ , специфических ингибиторов и мутантов растений, дефицитных по предполагаемым соединениям. Модели не получили подтверждения. Правда, оказалось, что и  $\text{Ca}^{2+}$ , и инозитол-3-фосфат модулируют сигнализацию гравитропизма.

Хотя рассмотрение возможных механизмов сигнальной трансдукции гравитропизма не дало положительных ответов, один непреложный факт остался очевидным. Речь идет об асимметричном распределении ауксина в апикальном чехлике подвергнутого стимулу растения и о накоплении гормона в нижней части корней. В результате боковой градиент гормона возникает и в EZ-клетках и, как следствие, формируется кривизна корня. Известно, что ауксин синтезируется в ткани молодых побегов. Затем по сосудистой сети он транспортируется в чехольчик, где накапливается в неподвижных центральных клетках. После этого ауксин перераспределяется в латеральном направлении к периферическим тканям чехольчика, а затем к EZ-клеткам, где он подавляет элонгацию. В ходе транспорта ауксин проникает из апопласта во все клетки. При этом как слабая кислота (IAA) он не может пассивно проникать в клетки через плазматические мембраны, для этого имеются специальные транспортеры [22]. По своей природе транспортеры относятся к белкам семейства PIN (PIN1, PIN3, PIN4 и PIN7) и Р-гликопротеинам. В мембранах PIN-белки расположены таким образом, что обеспечивают направление потока ауксина к кончику корня.

В вертикальных корнях белки PIN3 и PIN7 равномерно распределены в клетках по отношению к плазматической мембране. Равномерно распределен в клетках чехольчика и ауксин. Однако после гравитропного стимула белки быстро меняют свою локализацию, собираясь в нижней части статолитов, куда транспортируется и ауксин. Установлено, что реориентация фитогормона контролируется малыми GTF-азами, связанными с факторами GDP/GTP-обмена. Эти данные были получены с помощью мутантов. Генетические подходы позволили однозначно идентифицировать

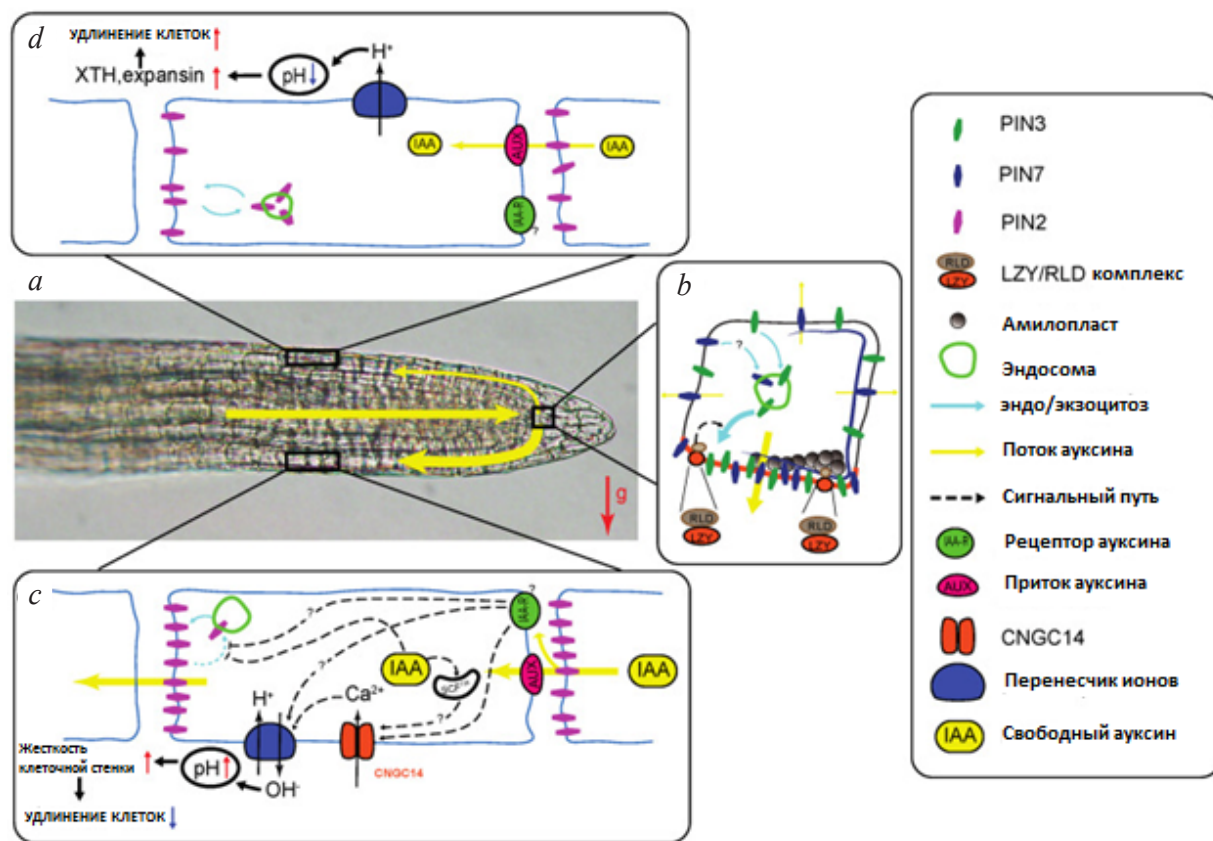


Рис. 6. Строение корневого чехлика: *a* – схема строения (желтыми стрелками показаны потоки ауксина, красной – направление гравистимула); *b* – при гравистимуляции амилопласты осаждаются в клетках корневого чехлика и запускают процесс трансдукции с участием различных белков и плазматической мембраны; *c* – ауксин взаимодействует с эпидермальными клетками EZ корневого чехлика и запускает трансдукцию в последовательности событий: LZY-белки – плазматическая мембрана – RLD-регуляторы – PIN3-белки – транспорт ауксина вниз – боковой градиент ауксина в клетках корневого чехлика; *d* – в верхней части корня при низкой концентрации ауксина активируется H-насос, апопласт подкисляется, активируются ферменты, ответственные за элонгацию – удлинение клеток [23]

Fig. 6. Cap structure: *a* – the scheme of cap (yellow arrows show the auxin flows and red one shows direction of gravistimulus); *b* – under gravistimulation amyloplasts are settled in cap cells. The transduction process is run; *c* – auxin interacts with endodermal cells of cap. Transduction is going in sequence LZY-proteins – plasma membrane – RLD regulators – PIN 3 proteins – transport of auxin downward – side auxin gradient in cap cells; *d* – in upper part of root H-pump is activated, apoplast is acidified, the enzymes responsible for cell elongation are activated, the cells are elongated [23]

молекулярные механизмы гравитропной чувствительности и начальной фазы трансдукции в статолитах корней. Стратегия генетических подходов включала в себя получение не только мутантов, дефицитных по синтезу рассматриваемых участников сигнальной трансдукции в статолитах, но и мутантов, характеризующихся сверхэкспрессией факторов [24, 25]. В последнее время внимание ученых привлекла модель гравитропизма, в основе которой лежит взаимодействие амилопластов с лигандами. Последние, как предполагается, комплексируют со статолитами и запускают трансдукцию. Однако данная модель не получила доказательств [25]. А вот другие факторы, такие как аденозинкиназа 1 и белки семейства LYZ, оказались активными модуляторами. Вначале была установлена ранее неизвестная функция LYZ-белков. Они относятся к регуляторам конденсации хромосом в клетке [26]. LYZ-белки в ответ на гравистимул ассоциируются с плазматической мембраной, а затем группируются в нижней части корневого чехлика и обеспечивают полярный транспорт ауксина с помощью RLD-регуляторов. RLD-белки содержат домены из 300–500 аминокислотных остатков (RLD domain), они катализируют обмен гуаниновых нуклеотидов на белке Rab8a, который контролирует взаимодействие аппарата Гольджи с плазматической мембраной [27]. Любопытно, что у мутантов LYZ сохраняется фототропизм, так как

белки PIN являются в обоих случаях критическими факторами. Другим интересным наблюдением является зависимость процесса от фитохрома, если гравитропизм происходит на свету.

**Заклучение.** Описанные выше механизмы объясняют формирование бокового градиента ауксина в корневом чехлике. Однако важным представляется дифференциальное удлинение клеток на верхней и нижней сторонах дистальной части зоны элонгации.

Транспорт ауксина в периферических тканях корневого чехлика, эпидермиса и коры имеет место или за счет диффузии, или с помощью транспортера AUX1/LAX I и PIN2 под контролем фосфорилирования и дефосфорилирования. Как и все PIN-белки, PIN2 постоянно циркулирует между плазматической мембраной и эндосомом. Находясь в мембране, PIN2 увеличивает доступность ауксина. Благодаря этому ауксин накапливается в нижней части кончика корня, формируется его градиент и активируется продукция малых сигнальных пептидов GOLVEN на нижней части чехольчика. Другие фитогормоны, брассиностероиды и гиббереллиновая кислота выступают антагонистами эндоцитоза PIN, т. е. в растении имеет место кросс-ток между активными факторами, причастными к гравитропизму [28].

Какие же события происходят дальше? Очень быстро, примерно через 19–15 мин после стимула, отмечается изгиб корня. Увеличение содержания ауксина на нижнем уровне чехольчика активирует CNGC14 (cyclic nucleotide-gated C14) каналы, через которые ион входит в цитоплазму и активирует H<sup>+</sup>/OH<sup>–</sup> обменник. В результате апопласт защелачивается, клеточная стенка становится более ригидной и элонгация замедляется. Другой модулятор, окись азота, накапливается в нижней части корневого чехлика и подавляет транспорт ауксина, а активные формы кислорода, наоборот, его активируют. В верхней части корневого чехлика на фоне низкой концентрации ауксина при стимуляции клеточная стенка подкисляется, состав ее компонентов меняется, межмолекулярные связи между полимерами в стенке с помощью ферментов рвутся, что благоприятствует элонгации. Следует при этом отметить, что после гравистимулирования содержание лигнина и полисахаридных полимеров в клеточной стенке меняется. Однако эти изменения обратимы, состав полимеров в клеточной стенке после появления изгиба возвращается к исходному значению [29]. Как только орган растения возвращается в вертикальное положение, процесс завершается, сместившиеся в клетке при гравистимуляции статолиты [30] восстанавливают свою прежнюю локализацию, исчезает и полярность PIN3 и PIN7 белков. Конечной точкой процесса является не исчезновение градиента ауксина, а вертикальное положение кончика.

В заключение следует еще раз перечислить перечень событий – от первичного стимула до появления изгиба корня растения. Генетические исследования гравитропизма корней идентифицировали ряд локусов в геноме растения, которые вносят свой вклад в реализацию эффекта, обеспечивая тем самым оседание амиопластов и связывание PIN-белков в нижней части статолитов. Связанные с мембранами LYZ-белки подключают к трансдукции RLD-регуляторы, которые облегчают PIN3-зависимый выброс ауксина из клеток. В результате в корневом чехлике возникает градиент ауксина и отмечается образование изгиба за счет удлинения клеток в LZ-зоне. Подводя итог рассмотрению трех разных по смысловой нагрузке ответных реакций высших растений – фитохромной регуляции, фототропизмов и гравитропизма, – следует обратить внимание на следующее обстоятельство. В сигнальной трансдукции трех разных процессов на ее промежуточных стадиях регуляторную роль выполняют одни и те же медиаторы. Все это позволяет предполагать существование в растительной клетке не отдельных магистральных цепочек для каждого стимула, а регуляторной сети на основе вертикальных и горизонтальных цепей. На ее базе, видимо, и осуществляется тонкая регуляция сигнальных процессов в растительной клетке.

#### Список использованных источников

1. Rockwell, N. C. Phytochrome structure and signaling mechanisms / N. C. Rockwell, Y.-S. Su, J. C. Lagarias // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2006. – Vol. 57. – P. 837–858. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144208>
2. Legris, M. Molecular mechanisms underlying phytochrome-controlled morphogenesis in plants / M. Legris, Y. Ç. Ince, C. Fankhauser // *Nat. Commun.* – 2019. – Vol. 10, N 1. – P. 5219. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13045-0>
3. Molecular mechanisms for mediating light-dependent nucleo/cytoplasmic partitioning of phytochrome photoreceptors / C. Klose [et al.] // *New Phytologist.* – 2015. – Vol. 206, N 3. – P. 965–971. <https://doi.org/10.1111/nph.13207>

4. The role of  $\text{Ca}^{2+}$  in phytochrome-controlling swelling of etiolated wheat protoplasts / M. E. Bossen [et al.] // *Planta*. – 1988. – Vol. 174, N 1. – P. 94–100. <https://doi.org/10.1007/BF00394879>
5. Соколовский, С. Г. Об участии универсальных мессенджеров в регуляции фитохромной регуляции накопления  $\text{Ca}^{2+}$  протопластами / С. Г. Соколовский, О. В. Яцевич, И. Д. Волотовский // *Физиология растений*. – 1996. – Т. 43, № 6. – С. 883–886.
6. Second messenger mediate increases in cytosolic calcium in tobacco protoplasts / I. D. Volotovskii [et al.] // *Plant Physiol.* – 1998. – Vol. 117, N 3. – P. 1023–1030. <https://doi.org/10.1104/pp.117.3.1023>
7. Schäfer, E. Phytochrome-mediated photoperception and signal transduction in higher plants / E. Schäfer, C. Bowler // *EMBO Rep.* – 2002. – Vol. 3, N 11. – P. 1042–1048. <https://doi.org/10.1093/embo-reports/kvf222>
8. Chen, M. Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development / M. Chen, J. Chory // *Trends Cell Biol.* – 2007. – Vol. 21, N 11. – P. 664–671. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2011.07.002>
9. Phototropism: Growing towards an understanding of plant movement / E. Liscum [et al.] // *Plant Cell*. – 2014. – Vol. 26, N 1. – P. 38–55. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.119727>
10. Suetsugu, N. Evolution of three LOV blue light receptor families in green plants and photosynthetic stramenopiles: phototropin, ZTL/FKF1/LKP2 and aureochrome / N. Suetsugu, M. Wada // *Plant Cell Physiol.* – 2013. – Vol. 54, N 1. – P. 8–23. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs165>
11. Holland, J. J. Understanding phototropism: from Darwin to today / J. J. Holland, D. Roberts, E. Liscum // *J. Exp. Bot.* – 2009. – Vol. 60, N 7. – P. 1969–1978. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp113>
12. Phototropins function in high-intensity blue light-induced hypocotyl phototropism in *Arabidopsis* by altering cytosolic calcium / X. Zhao [et al.] // *Plant Physiol.* – 2013. – Vol. 162, N 3. – P. 1539–1551. <https://doi.org/10.1104/pp.113.216556>
13. Christie, J. M. Shoot phototropism in higher plants: New light through old concepts / J. M. Christie, A. S. Murphy // *Am. J. Bot.* – 2013. – Vol. 100, N 1. – P. 35–46. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200340>
14. A combinatorial TIR1/AFB-Aux/IAA co-receptor system for differential sensing of auxin / L. I. Calderón-Villalobos [et al.] // *Nat. Chem. Biol.* – 2012. – Vol. 8. – P. 477–485 <https://doi.org/10.1038/nchembio.926>
15. A gradient of auxin and auxin-dependent transcription precedes tropic growth responses / C. A. Esmon [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2006. – Vol. 103, N 1. – P. 236–241. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507127103>
16. Su, S.-H. Gravity Signaling in Flowering Plant Roots / S.-H. Su, M. A. Keith, P. H. Masson // *Plants (Basel)*. – 2020. – Vol. 9, N 10. – Art. 1290 <https://doi.org/10.3390/plants9101290>
17. Baldwin, K. L. Gravity sensing and signal transduction in vascular plant primary roots / K. L. Baldwin, A. K. Strohm, P. H. Masson // *Am. J. Bot.* – 2013. – Vol. 100, N 1. – P. 126–142. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200318>
18. New insights into root gravitropic signaling / E. M. Sato [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2015. – Vol. 66, N 8. – P. 2155–2165. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru515>
19. Gravity sensing, a largely misunderstood trigger of plant orientated growth / D. Lopez [et al.] // *Front. Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – Art. 610. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00610>
20. Critical consideration on the relationship between auxin transport and calcium transients in gravity perception of *Arabidopsis* seedlings / M. Toyota [et al.] // *Plant Signal Behav.* – 2008. – Vol. 3, N 8. – P. 521–524. <https://doi.org/10.4161/psb.3.8.6339>
21. Molecular mechanisms of gravity perception and signal transduction in plants / Y. S. Kolesnikov [et al.] // *Protoplasma*. – 2016. – Vol. 253, N 4. – P. 987–1004. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0859-5>
22. *Arabidopsis AUX1* gene: A permease-like regulator of root gravitropism / M. J. Bennett [et al.] // *Science*. – 1996. – Vol. 273, N 5277. – P. 948–950. <https://doi.org/10.1126/science.273.5277.948>
23. Molecular mechanisms of root gravitropism / S.-H. Su [et al.] // *Curr. Biol.* – 2017. – Vol. 27, N 17. – P. R964–R972. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.07.015>
24. The *ARG1-LIKE2 (ARL2)* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in a gravity signal transduction pathway that is genetically distinct from the *PGM* path-way / C. Guan [et al.] // *Plant Physiol.* – 2003. – Vol. 133, N 1. – P. 100–112. <https://doi.org/10.1104/pp.103.023358>
25. A role for the TOC complex in *Arabidopsis* root gravitropism / J. P. Stanga [et al.] // *Plant Physiol.* – 2009. – Vol. 149, N 4. – P. 1896–1905. <https://doi.org/10.1104/pp.109.135301>
26. Strohm, A. K. A functional TOC complex contributes to gravity signal transduction in *Arabidopsis* / A. K. Strohm, G. A. Barrett-Wilt, P. H. Masson // *Front. Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5 – Art. 148. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00148>
27. Polar recruitment of RLD by LAZY1-like protein during gravity signaling in root branch angle control / M. Furutani [et al.] // *Nat. Commun.* – 2020. – Vol. 11. – Art. 76. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13729-7>
28. Brassinosteroid signaling delimits root gravitropism via sorting of the *Arabidopsis* PIN2 auxin transporter / K. Retzer [et al.] // *Nat. Commun.* – 2019. – Vol. 10. – Art. 5516. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13543-1>
29. Суховеева, С. В. Гравиметрический анализ полисахаридного состава стебля томата на фоне действия гравитационного и фитогормонального сигналов / С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская, И. Д. Волотовский // *Докл. НАН Беларуси*. – 2022. – Т. 66, № 3. – С. 310–320.
30. Сравнительный анализ структурно-функциональных изменений эндодермальных клеток черешков листьев томата после гравистимуляции и действия фитогормонов / С. В. Суховеева [и др.] // *Докл. НАН Беларуси*. – 2022. – Т. 66, N 4. – С. 425–432.



## References

1. Rockwell N. C., Su Y.-S., Lagarias J. C. Phytochrome structure and signaling mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, vol. 57, pp. 837–858. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144208>
2. Legris M., Ince Y. Ç., Fankhauser C. Molecular mechanisms underlying phytochrome-controlled morphogenesis in plants. *Nature Communications*, 2019, vol. 10, no. 1, p. 5219. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13045-0>
3. Klose C., Viczián S., Kircher E., Schäfer F., Nagy F. *Molecular mechanisms for mediating light-dependent nucleo/cytoplasmic partitioning of phytochrome photoreceptors*. *New Phytologist*, 2015, vol. 206, no. 3, pp. 965–971. <https://doi.org/10.1111/nph.13207>
4. Bossen M. E., Dassen H. H., Kendrick R. E., Vredenberg W. J. The role of  $\text{Ca}^{2+}$  in phytochrome-controlling swelling of etiolated wheat protoplasts. *Planta*, 1988, vol. 74, no. 1, pp. 94–100. <https://doi.org/10.1007/BF00394879>
5. Sokolovskii S. G., Yatsевич O. V., Volotovskii I. D. Participation of universal messengers in the regulation of phytochrome regulation of  $\text{Ca}^{2+}$  accumulation by protoplasts. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*, 1996, vol. 43, no. 6, pp. 883–886 (in Russian).
6. Volotovskii I. D., Sokolovsky S. G., Molchan O. V., Knight M. R. Second messenger mediate increases in cytosolic calcium in tobacco protoplasts. *Plant Physiology*, 1998, vol. 117, no. 3, pp. 1023–1030. <https://doi.org/10.1104/pp.117.3.1023>
7. Schäfer E., Bowler C. Phytochrome-mediated photoperception and signal transduction in higher plants. *EMBO Reports*, 2002, vol. 3, no. 11, pp. 1042–1048. <https://doi.org/10.1093/embo-reports/kvf222>
8. Chen M., Chory J. Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends in Cell Biology*, 2007, vol. 21, no. 11, pp. 664–671. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2011.07.002>
9. Liscum E., Askinsie S. K., Leuchtman D. L., Morrow J., Willenburg K. T., Coats D. R. Phototropism: Growing towards an understanding of plant movement. *Plant Cell*, 2014, vol. 26, no. 1, pp. 38–55. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.119727>
10. Suetsugu N., Wada M. Evolution of three LOV blue light receptor families in green plants and photosynthetic stramenopiles: phototropin, ZTL/FKF1/LKP2 and aureochrome. *Plant and Cell Physiology*, 2013, vol. 54, no. 1, pp. 8–23. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs165>
11. Holland J. J., Roberts D., Liscum E. Understanding phototropism: From Darwin to today. *Journal of Experimental Botany*, 2009, vol. 60, no. 7, pp. 1969–1978. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp113>
12. Zhao X., Wang Y.-L., Qiao X.-R., Wang J., Wang L.-D., Xu C.-S., Zhang X. Phototropins function in high-intensity blue light-induced hypocotyl phototropism in *Arabidopsis* by altering cytosolic calcium. *Plant Physiology*, 2013, vol. 162, no. 3, pp. 1539–1551. <https://doi.org/10.1104/pp.113.216556>
13. Christie J. M., Murphy A. S. Shoot phototropism in higher plants: New light through old concepts. *American Journal of Botany*, 2013, vol. 100, no. 1, pp. 35–46. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200340>
14. Calderón-Villalobos L. I., Lee S., De Oliveira C., Ivetaç A., Brandt W., Armitage L. [et al.]. A combinatorial TIR1/AFB-Aux/IAA co-receptor system for differential sensing of auxin. *Nature Chemical Biology*, 2012, vol. 8, no. 5, pp. 477–485. <https://doi.org/10.1038/nchembio.926>
15. Esmon C. A., Tinsley A. G., Ljung K., Sandberg G., Hearne L. B., Liscum E. A gradient of auxin and auxin-dependent transcription precedes tropic growth responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, vol. 103, no. 1, pp. 236–241. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507127103>
16. Su S.-H., Keith M. A., Masson P. H. Gravity signaling in flowering plant roots. *Plants (Basel)*, 2020, vol. 9, no. 10, art. 1290. <https://doi.org/10.3390/plants9101290>
17. Baldwin K. L., Strohm A. K., Masson P. H. Gravity sensing and signal transduction in vascular plant primary roots. *American Journal of Botany*, 2013, vol. 100, no. 1, pp. 126–142. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200318>
18. Sato E. M., Hijazi H., Bennett M. J., Vissenberg K., Swarup R. New insights into root gravitropic signalling. *Journal of Experimental Botany*, 2015, vol. 66, no. 8, pp. 2155–2165. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru515>
19. Lopez D., Tocquard K., Venisse J.-S., Legué V., Roeckel-Drevet P. Gravity sensing, a largely misunderstood trigger of plant orientated growth. *Frontiers in Plant Science*, 2014, vol. 5, art. 610. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00610>
20. Toyota M., Furuichi T., Tatsumi H., Sokabe M. Critical consideration on the relationship between auxin transport and calcium transients in gravity perception of *Arabidopsis* seedlings. *Plant Signaling and Behavior*, vol. 3, no. 8, pp. 521–524. <https://doi.org/10.4161/psb.3.8.6339>
21. Kolesnikov Y. S., Kretynin S. V., Volotovskii I. D., Kordyum E. L., Ruelland E., Kravets V. S. Molecular mechanisms of gravity perception and signal transduction in plants. *Protoplasma*, 2016, vol. 253, no. 4, pp. 987–1004. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0859-5>
22. Bennett M. J., Marchant A., Green H. G., May S. T., Ward S. P., Millner P. A., Walker A. R., Schulz B., Feldmann K. A. *Arabidopsis AUX1* gene: A permease-like regulator of root gravitropism. *Science*, 1996, vol. 273, no. 5277, pp. 948–950. <https://doi.org/10.1126/science.273.5277.948>
23. Su S.-H., Gibbs N. M., Jancewicz A. L., Masson P. H. Molecular mechanisms of root gravitropism. *Current Biology*, 2017, vol. 27, no. 17, pp. R964–R972. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.07.015>
24. Guan C., Rosen E. S., Boonsirichai K., Poff K. L., Masson P. H. The *ARG1-LIKE2* (*ARL2*) gene of *Arabidopsis thaliana* functions in a gravity signal transduction pathway that is genetically distinct from the *PGM* path-way. *Plant Physiology*, 2003, vol. 133, no. 1, pp. 100–112. <https://doi.org/10.1104/pp.103.023358>
25. Stanga J. P., Boonsirichai K., Sedbrook J. C., Otegui M. S., Masson P. H. A role for the TOC complex in *Arabidopsis* root gravitropism. *Plant Physiology*, 2009, vol. 149, no. 4, pp. 1896–1905. <https://doi.org/10.1104/pp.109.135301>
26. Strohm A. K., Barrett-Wilt G. A., Masson P. H. A functional TOC complex contributes to gravity signal transduction in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, 2014, vol. 5, art. 148. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00148>

27. Furutani M., Hirano Y., Nishimura T., Nakamura M., Taniguchi M., Suzuki K. [et al.]. Polar recruitment of RLD by LAZY1-like protein during gravity signaling in root branch angle control. *Nature Communications*, 2020, vol. 11, art. 76. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13729-7>

28. Retzer K., Akhmanova M., Konstantinova N., Malinská K., Leitner J., Petrášek J., Luschig C. Brassinosteroid signaling delimits root gravitropism via sorting of the *Arabidopsis* PIN2 auxin transporter. *Nature Communications*, 2019, vol. 10, art. 5516. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13543-1>

29. Sukhoveeva S. V., Kabachevskaya E. M., Volotovskii I. D. Gravimetric analysis of tomato stems in the perception of a gravitational signals. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 3, pp. 310–320 (in Russian).

30. Sukhoveeva S. V., Kabachevskaya E. M., Kuznetsova T. E., Volotovskii I. D. Comparative analysis of the structure-function changes in the endodermal cells of tomato leaf petioles after gravity stimulation and phytohormone action. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 4, pp. 425–432 (in Russian).

### Информация об авторах

Игорь Дмитриевич Волотовский – академик, д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: volotovskii@yahoo.com

Светлана Владимировна Суховеева – науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: suhoveevalmbc@mail.ru

Елена Михайловна Кабачевская – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lmbc@ibp.ogr.by

### Information about the authors

Igor D. Volotovskii – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Chief Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: volotovskii@yahoo.com

Sviatlana V. Sukhoveyeva – Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: suhoveevalmbc@mail.ru

Elena M. Kabachevskaya – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lmbc@ibp.ogr.by