

Биосинтез и деградация ауксинов.

Самый распространенный ауксин – индол-3-уксусная кислота. Она синтезируется во всех растениях, включая водоросли. Содержание ауксина варьирует от 5-10 до 500-900 нг/г сырой массы. Наиболее богаты ауксином молодые, быстро растущие органы растений. Градиент концентрации ауксина с максимумом в зоне деления обнаружен у первичного корня, в зоне камбия ствола, в черешке и основании пластинки листа.

В процессе эмбриогенеза происходят очень большие изменения содержания ИУК. Так, в неоплодотворенной яйцеклетке уровень ауксина довольно низкий, на глобулярной стадии увеличивается в 20-30 раз, а на сердцевидной стадии – в 80 раз выше исходной. Затем концентрация ауксина быстро снижается и на стадии торпедо возвращается к исходному значению.

Ауксины синтезируются у разных растений разными путями. Долгое время считалось, что ИУК образуется единственным путем из аминокислоты триптофана. Этот процесс происходит как минимум в три стадии: (1) декарбоксилирования, т.е. удаления CO_2 ; (2) дезаминирования, т.е. удаления NH_2 -группы; (3) окисления, т.е. удаления электроно. Некоторые растения не ограничиваются этим набором реакций, а включают в метаболизм ауксинов соединения серы, и биосинтез растягивается на 6 и более стадий.

Есть еще один путь синтеза ИУК, в котором триптофан не участвует. Некоторые растения способны эксплуатировать оба пути: триптофановый и "нетриптофановый" и переключают их в зависимости от обстоятельств (см рис.).

После образования ауксин часто подвергается дальнейшим превращениям. Так, ИУК может связываться с сахарами, аминокислотами или даже белками, образуя не активные (запасные) формы. При необходимости ИУК можно освободить из этих соединений и восстановить ее физиологическую активность. Наиболее распространены эфирные конъюгаты с глюкозой и миоинозитом, амидные конъюгаты с аспарагиной и глутаминовой кислотами. Ауксин также может образовывать запасную форму – индолбутировую кислоту или индол-3-масляную кислоту (ИБК). Синтез конъюгатов осуществляет большая группа ферментов GH3-1.

Кроме образования неактивных конъюгатов, ИУК может разрушаться. Это происходит либо специфически (с помощью ИУК-оксидазы), либо неспецифически (полифенолоксидазой, которая кроме ИУК может работать с разнообразными фенольными соединениями). В обоих случаях потеря ауксина невосполнима.

Таким образом, по мере удаления от точки синтеза концентрация ауксинов падает за счет необратимого окисления и связывания в неактивные формы.

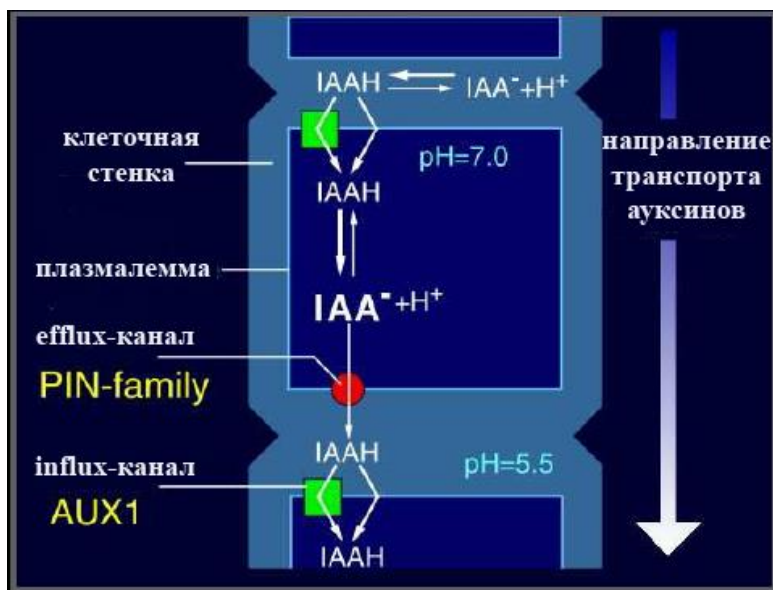
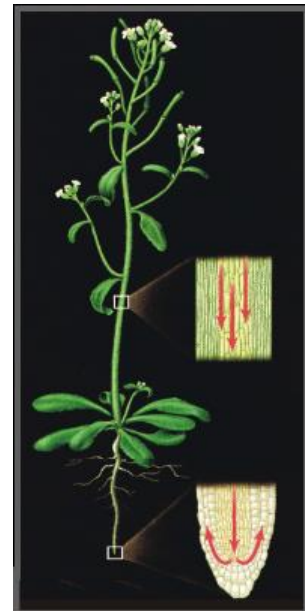
Ауксинустойчивые мутанты: AXR-1-4 (auxin-resistens), TIR-1-3 (transport inhibitor response), MP (monopteros), SUR (superroot), Agr-1-3 (нарушение гравитропизма) и др.

Полярный транспорт ауксинов

Поскольку основным местом биосинтеза ауксинов являются апикальные части побега, необходим базипетальный транспорт ИУК в нижележащие органы. Существуют два вида транспорта ауксинов.

1. Быстрый транспорт по флоэме с потоком метаболитов.
2. Полярный транспорт (ПАТ) характерен только для активной ИУК и происходит в основном по клеткам перicycle и молодым (живым) сосудистым элементам. При этом имеет место вход ИУК в клетку с одной стороны и выход из нее с противоположной. Этот транспорт медленный и имеет строго выраженную направленность: в побеге он направлен базипетально, от апикальной меристемы и молодых листьев к корню; в кончике корня происходит разворот ПАТ, и дальше ауксин движется акропетально до зоны образования боковых корней. Вообще, ИУК – единственный фитогормон, обладающий сложной системой полярного транспорта; от направления ПАТ в различных органах растений зависит полярность их развития.

Будучи слабой органической кислотой, ИУК повержена обратимой диссоциации, равновесие которой зависит от pH среды. Недиссоциированная неполярная молекула ауксина может проникнуть



через клеточную мембрану даже за счет пассивной диффузии, тогда как для прохождения через мембрану аниона требуется активный транспортер. При pH 5,5, характерном для межклеточного пространства, большой процент молекул ИУК оказывается в недиссоциированном виде и может проникнуть в клетку. Внутри клетки pH цитозоля составляет около 7,0, что приводит к диссоциации молекул ИУК. Проникнуть обратно за счет диффузии анионы не могут, следовательно, требуется дополнительный транспортер для выхода их из клетки.

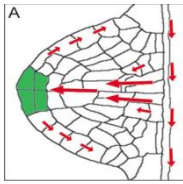
Ассиметричное расположение «входного» и «выходного» транспортеров на разных поверхностях клетки создает возможность для направленного полярного транспорта ауксинов.

Входной канал ПАТ образует белок AUX1. Основное место экспрессии этого гена – зоны, прилегающие к примордиям латеральных органов в апикальной меристеме побегов, апикальная меристема корня, примордии боковых корней. Для этого белка не выявлена полярная локализация – таким образом, входной канал ПАТ может располагаться на всех поверхностях клеток.

В тоже время для белков выходного канала продемонстрирована четкая полярная локализация – следовательно, именно их расположение определяет направление полярного транспорта ауксинов. Основу каждого **выходного канала составляет белок PIN** (один из трансмембранных белков). У арабидопсиса обнаружено 8 типов таких белков, обладающих

тканеспецифичностью экспрессии и вероятно разными механизмами контроля локализации на полюсах клетки.

PIN1 является основным PIN-белком в растении и участвует в контроле развития всех его органов на всех этапах.

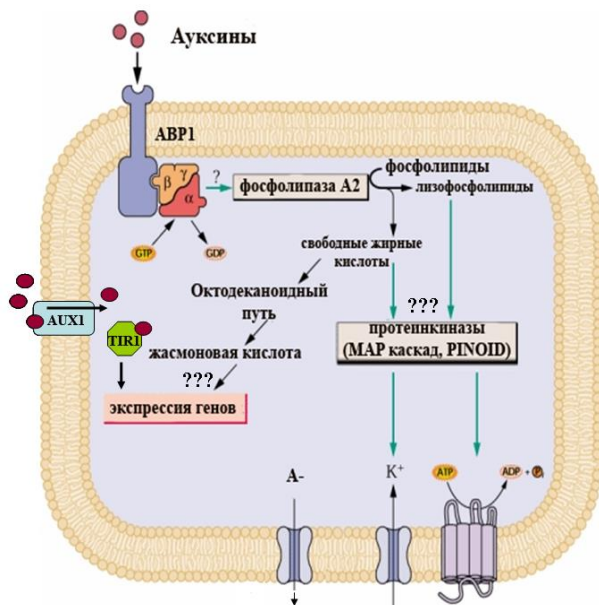


В кончике корня, где происходит разворот полярного транспорта ИУК, имеет место локализация трех PIN-белков: PIN1, PIN2, PIN3 – на различно ориентированных поверхностях клеток – соответственно – на базальной, апикальной и латеральной. С изменением локализации белков PIN2 и PIN3 на поверхности корня связаны его гравитропические реакции.

Экспрессия гена PIN7 начинается еще в зиготе и на стадии двух клеток PIN7 локализуется на апикальном полюсе базальной клетки, обеспечивая транспорт ИУК к будущему зародышу. Затем начинает экспрессироваться ген PIN1.

Существует несколько путей регуляции интенсивности и направления ПАТ. Первый из них – через регуляцию экспрессии генов PIN. Основные регуляторы – это транскрипционные факторы MP и BDL (соответственно активатор и репрессор транскрипции). Второй – через изменение активности PIN-белков путем их посттрансляционных модификаций. Эту функцию выполняет продукт гена PID, являющийся протеинкиназой и фосфорилируя PIN-белок. Как результат, последний направляется или на базальную или на апикальную поверхность клетки. Третий – регуляция локализации PIN-белков на плазмалемме через везикулярный транспорт, работу которого обеспечивает цитоскелет (везикулы транспортируются вдоль актиновых филаментов). Ген GNOM обеспечивает нормальную ориентацию последних. В-четвертых, белки PIN могут подвергаться убиквитин-зависимой протеосомной деградации (комплекс SCF)

Рецепция и передача сигнала ауксинов



В настоящее время выделено несколько групп ауксинсвязывающих белков. Наиболее изученными являются белки АВР (*Auxin binding protein*). Для этих белков определено три места локализации: мембраны эндоплазматического ретикулума (90%), тонопласты, цитоплазматические мембраны.

У кукурузы идентифицировано 5 генов АВР. Ген АВР1 локализован в 3-1 хромосома, состоит из 5 экзонов и 4 интронов и имеет длину 794 п.о. Белок АВР имеет массу 22 кДф и способен к димеризации. N-концевая гидрофобная последовательность содержит 38 аминокислотных остатков и может выполнять функцию сигнального пептида для переноса АВР через мембрану ЭПР. Последовательность имеет

сайт гликозилирования (-Асп-Трп-Трп-). Гексапептидная последовательность в N-терминальном конце идентифицирована как сайт связывания с ИУК (Гис-Арг-Гис-Сер-Цис-Глу). На С-конце обнаружена KDEL-последовательность (Лиз-Асп-Глу-Лей-), которая является сигнальной последовательностью для закоривания белка в просвете ЭПР.

После воздействия ИУК у АВР «отстригается» KDEL-последовательность, АВР выходит из ЭПР и секретируется на мембрану. Мембранная форма АВР связывает ауксины с высокой аффинностью и способствует гиперполяризации мембраны за счет усиления транспорта через нее протонов. Согласно гипотезе «кислого роста» ауксин стимулирует Н⁺-АТФазу в плазматической мембране, что приводит к выкачиванию протонов через мембрану и закислению клеточной стенки. В результате усиливается активность кислых гидролаз, которые осуществляют гидролиз сшивок внутри клеточной стенки. Увеличивается

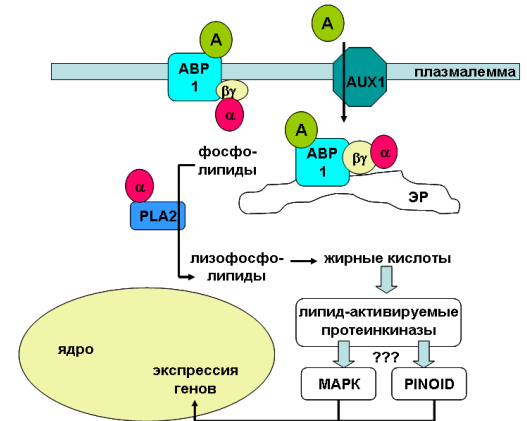
пластичность клеточной стенки, она размягчается и клетка за счет тургорного давления растягивается, осуществляется ее рост.

ABP1 белок сопряжен с G-белками, следующим звеном этой цепи является фосфолипаза A2, катализирующая расщепление фосфолипидов с образованием лизофосфолипидов и свободных жирных кислот. Оба типа веществ широко используются в растительной клетке как вторичные мессенджеры для передачи различных сигналов.

Возможно, вторичными мессенджерами при передаче ауксинового сигнала являются также ионы H^+ и Ca^{2+} . Действительно, активация ионных каналов является наиболее ранним ответом клетки на ауксин.

Обычными мишенями для вышеперечисленных вторичных мессенджеров являются протеинкиназы различных типов, для которых в свою очередь выделено три группы белков-мишеней:

1. Транскрипционные факторы ARF.
2. Репрессоры транскрипции Aux|IAA.
3. Убиквитин-лигазный комплекс SCF.



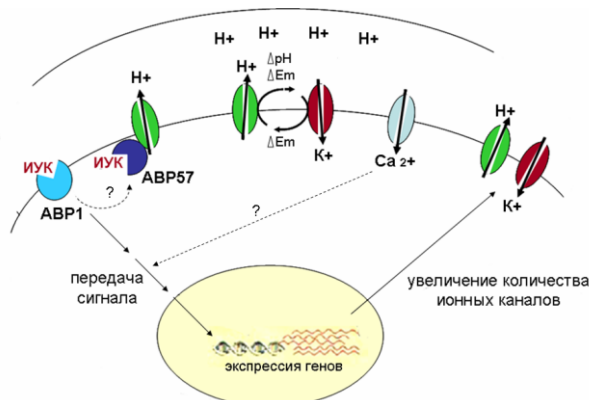
Гены перичного ответа на ауусины.

К генам первичного ответа относятся гены, которые содержат в своих промоторах последовательности AuxRE и являются прямыми мишенями транскрипционных факторов ARF. Это гены с весьма разнообразными функциями, которые условно можно разбить на несколько групп.

1. Гены, функции которых связаны с метаболизмом, транспортом и передачей сигнала ауксинов. Например, гены PIN, GH3 и Aux|IAA/
2. Гены клеточного цикла. Например, ген циклин-зависимой протеинкиназы A (CDKA), которая контролирует прохождение всех стадий клеточного цикла, и генов циклинов класса A (CycA), функция которых связана с контролем S-фазы клеточного цикла.
3. Гены органогенеза. Например, ген AS2, функция которого связана с инициацией примордиев латеральных органов (листьев, цветков) в апикальной меристеме побега.
4. Гены с неизвестной функцией. Например, SAUR (Small auxin-up RNA), кодирующий короткоживущую некодирующую молекулу РНК, которые быстро накапливаются в клетке при повышении концентрации ауксинов.

Функции ауксинов в растении.

1. Активация ионных каналов.

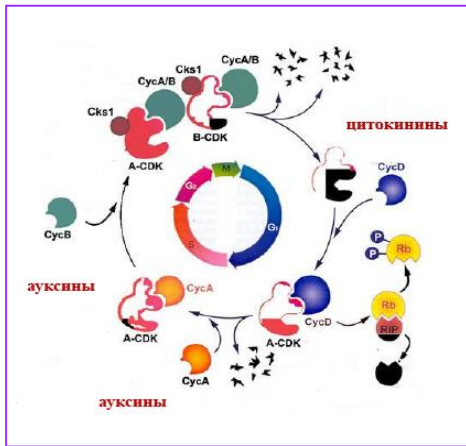


К числу наиболее быстрых ответов клетки на ауксины относится активация потока различных ионов через клеточную мембрану. Причина этого – ауксин-зависимая активация ряда белков ионного транспорта:

- мембранных H^+ -АТФаз, выкачивающих H^+ из клетки;
- калиевых каналов, осуществляющих вход в клетку K^+ ;
- Кальциевых каналов, осуществляющих вход в клетку Ca^{2+} .

После связывания с рецепторами (ABP1) и включения системы вторичных мессенджеров, происходит включение протонной помпы. Через 60-120 секунд после воздействия можно зарегистрировать токи, связанные с

перемещением Ca^{2+} через мембрану, а через 5-7 минут заметен эффект закисления апопласта (протоны выходят из клетки наружу).



2. Контроль клеточного цикла.

Клеточный цикл у всех эукариот находится под контролем циклин-зависимых протеинкиназ (CDK), которые фосфорилируют нижележащие регуляторы клеточного цикла. Для их активности необходимы сменные каталитические субъединицы- циклины. Разные классы циклинов регулируют разные фазы клеточного цикла. Циклины класса А контролирует ход S-фазы клеточного цикла.

3. Контроль роста клеток растяжением.

Одной из наиболее известных функций ауксинов на клеточном уровне является стимуляция роста клеток растяжением, которое лежит в основе ауксин-зависимого удлинения стебля. Связано с повышением лабильности клеточных стенок – «кислый рост», за счет стимуляции ауксинами работы мембранных H^+ -АТФаз и закислению узкого пространства между плазмалеммой и клеточной стенкой. Под действием среды происходит активация экспансинов – белков, ассоциированных с клеточной стенкой, которые разрушают водородные связи между целлюлозными микрофибриллами, что позволяет клетке расширяться под действием тургорного давления.

4. Дифференцировка специфических клеток: развитие проводящей системы.

Дифференцировка сосудов из прокамбия, которые имеются в любом органе растения и появляются в примордиях органов на самых ранних стадиях их развития, находится под контролем ауксина.

5. Контроль фото- и гравитропизма.

В основе всех типов тропизмов лежит неравномерность растяжения клеток и формирование изгиба, которые в свою очередь зависят от изменения направления полярного транспорта ауксина, опосредованного PIN-белками.

Насосы, работающие с ИУК, по-видимому, связаны с цитоскелетом и при изменении внешних факторов (например, освещения) могут быстро передвигаться в нужную сторону (на теневую). Концентрация ауксина по разные стороны стебля меняется очень быстро: уже через 10-15 минут можно регистрировать ответ клеток на неравномерное распределение ауксина.

Нарушить полярный транспорт ауксинов достаточно легко, применив вещества, ингибирующие сборку актиновых филаментов (например, цитохалазин D). Интересно, что из синтетических аналогов ауксинов некоторые могут участвовать в транспорте (например, показано, что НУК взаимодействует с переносчиками ИУК), а другие - не могут (2,4-Д проникает в клетки путем диффузии). Процесс транспорта ауксинов можно блокировать триодбензойной кислотой (ТИБК), нафтилфталаминовой кислотой (НФК) и некоторыми другими соединениями. Эти вещества связываются с переносчиками ИУК и мешают выносу ауксинов из клетки.

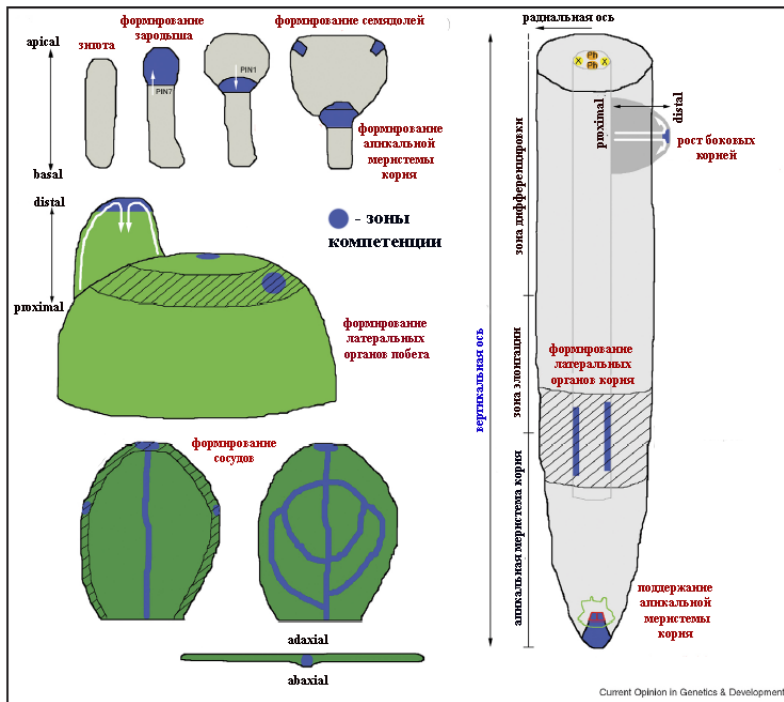
Главная задача растягивающихся клеток - правильно ориентировать растущую верхушку побега в пространстве. При боковом освещении ауксины перераспределяются на теневую сторону, вызывая неравномерное растяжение и наклон в сторону света. Это явление называют **фототропизмом** (или, что то же самое, **гелиотропизмом**). Если побег изменил положение в пространстве (наклонился, повален ветром и т.д.), то ауксины перераспределяются на физически нижнюю сторону. Субапикальная зона изгиба стремится вновь направить рост по вертикали. Это явление получило название **гравитропизма** (или **геотропизма**). Обычно для побегов характерен отрицательный геотропизм - побег растет по

направлению от центра Земли. Корни обладают положительным геотропизмом (к центру Земли).

Кроме того, иногда наблюдается диагеотропный (плагитропный) рост - перпендикулярно силе тяжести. В качестве примера можно привести рост боковых ветвей ели, подземных корневищ многих растений.

У некоторых растений имеется **тигмотропизм** (ростовое движение в сторону прикосновения). Это особенно важно для вьющихся лиан, которым необходима опора для роста (вьюнок, фасоль, ипомея, горец вьюнковый, повилика и др.).

6. Контроль полярности развития растительного организма.



Полярность развития – необходимое условие онтогенеза растений.

Определение апикального и базального полюсов зародыша происходит на самых ранних этапах онтогенеза и в дальнейшем определяет развитие апикальных меристем побега и корня. В течение всей жизни у растения закладываются новые латеральные органы – листья и цветки, которые иницируются на периферии ПАМ и боковые корни, которые иницируются на периферии КАМ. Кроме того, в развитии листьев также важно определить адаксиально-абаксиальную полярность, необходимой для правильной дифференцировки тканей верхней

и нижней сторон листа.

Полярность развития растений целиком и полностью контролируют ауксины – единственная группа фитогормонов, обладающая системой полярного транспорта и одновременно способная к контролю пролиферации и дифференцировки клеток.

Ауксин влияет на **расположение листьев** на растении. Каждый молодой лист пока он растет служит источником ауксинов. В апикальной меристеме побегов возникают зоны, которые станут примордиями листьев. В них более активен синтез ауксина. Для окружающих клеток это значит, что место занято, закладывать новый лист рядом уже нельзя. Если нарушить транспорт ауксина из примордия листа в окружающие клетки (например, сделать надрез), то следующий лист закладывается у края надреза. Мутанты с нарушением транспорта ауксина (rip - см. выше), образуют листья в беспорядке, часто несколько соседних примордиев сливаются воедино, образуя уродливые органы.

7. Контроль развития корня.

Одна из наиболее известных функций ауксинов – стимуляция корнеобразования в культуре изолированных органов и тканей – связана со стимулирующим влиянием этих гормонов на развитие корневой системы. Ауксины способствуют поддержанию ниши стволовых клеток апикальной меристемы корня (КАМ), а также закладке боковых и придаточных корней.

8. Подавление развития апикальной меристемы побега.

Ауксин-зависимое подавление ПАМ лежит в основе апикального доминирования, когда верхушечная почка за счет синтезирующихся в ней ауксинов подавляет развитие нижележащих боковых почек. Основное место биосинтеза ауксинов в растении – периферические участки ПАМ, листовые примордии и молодые листья, при этом в центральной части ПАМ, содержащей нишу стволовых клеток, ауксины отсутствуют.

В пазухах листьев создаются благоприятные условия для закладки и развития боковых побегов (почек). Однако, у большинства растений боковые побеги не развиваются пока главный побег активно растет. Подавление роста боковых почек в пользу апикальной меристемы получило название **апикального доминирования**.

Если удалить верхушку побега, рост боковых побегов активизируется. Однако, достаточно наложить на срез агаровый блок с ауксином, боковые почки так и не пробудятся. Растение воспринимает агар с ауксином так же, как активно растущую верхушку побега, и считает новые побеги излишними. Дефицит ауксина, напротив, говорит растению о повреждении верхушки и необходимости ее чем-то заменить. При недостатке ауксинов в растении апикальное доминирование снимается и боковые почки должны пойти в рост.

Случаи утраты верхушки побега в природе довольно часты. Это может быть как абиотическое повреждение (верхушку обломило ураганом, в нее попала молния или она погибла от заморозков), болезнь или нападение вредителей (насекомых, травоядных или человека). При утрате верхушки растение регенерирует побеговую систему за счет снятия апикального доминирования.

Более интересны случаи снятия апикального доминирования по "внутренним мотивам". Очень важным при этом является ориентация главного побега в пространстве. Различают два основных направления роста - вертикальное (или **ортотропное**) и в горизонтальной плоскости (или **плагиотропное**). Если главный побег ортотропный, он не дает образовывать новые вертикальные побеги. Это можно наблюдать на кофе, араукарии (или за их отсутствием - на ели) - у них единственный вертикальный ствол, который не мешает развивать многочисленные горизонтальные ветки. Стоит у этих растений отрезать ортотропный побег, как из пазух листьев вырастут замещающие вертикальные побеги.

Главный побег может быть и горизонтальным (плагиотропным), тогда он доминирует над новыми плагиотропными побегами, но не мешает росту боковых вертикальных.

Чтобы снять апикальное доминирование не обязательно удалять верхушку, достаточно изменить ее направление роста. Этим приемом часто пользуются садоводы в интенсивном плодоводстве. Если главный вертикальный побег яблони согнуть и подвязать к опоре в горизонтальном направлении, то довольно быстро на нем проснется боковая почка, которая продолжит вертикальный рост. Это же явление наблюдается у роз и шиповника, когда главный побег склоняется к земле под собственной тяжестью и, естественно, изменяет направление роста. Считается, что в зоне перегиба создается механическое напряжение, что приводит к усиленному синтезу этилена, замедлению транспорта ауксинов и к более интенсивному их окислению.

С апикальным доминированием в горизонтальной плоскости можно привести аналогичные примеры. Так, у растений, образующих горизонтальное подземное корневище, часто наблюдаются две фазы роста. Первая - летняя - рост в горизонтальном направлении. Верхушка плагиотропного побега не дает расти боковым горизонтальным корневищам. На следующей стадии - зимой - происходит "разворот" и почка на верхушке побега ориентируется вертикально. Весной из нее начнет развиваться вертикальный побег. Этот "разворот" позволяет снять апикальное доминирование с боковых почек на корневище и начинают расти новые боковые горизонтальные звенья, которые питаются за счет вертикального надземного побега. В силу экстремальных обстоятельств "разворот" апикальной меристемы может случиться и раньше. Например, в случае утраты растением надземной части, когда корневищу приходится образовывать новые надземные побеги с листьями и цветками. Описанная форма роста характерна для зверобоя продырявленного, тысячелистника, некоторых кислиц, вербейника обыкновенного, купены, отчасти - картофеля и топинамбура.

Цветение - еще один фактор, снимающий апикальное доминирование. Если побег образует верхушечный цветок или соцветие, то ниже начинают расти боковые побеги.

9. Аттрагирующий эффект.

Клетки меристемы "привлекают" к себе питательные вещества. Аттрагирующий механизм ауксинов не установлен, но наиболее вероятным представляется следующий

сценарий событий. Способность клетки к поглощению многих веществ зависит от электрохимического потенциала на мембране. Так, сахараза проникает в клетку через мембрану вместе с H^+ -ионом, и чем выше концентрация протонов снаружи от клетки (и чем ниже она внутри), тем больше сахаразы клетка может захватить. Активизация работы H^+ -помпы идет на усиление трансмембранного транспорта веществ. Таким образом, клетки, нуждающиеся в питательных веществах, создают более сильный перепад концентраций протонов на мембране, увеличивающий их поглотительную способность. Кроме сахаразы, клетки апикальной меристемы аттрагируют аминокислоты, нуклеотиды, неорганические ионы, воду и другие вещества. Аттрагирующий эффект проявляется в зоне активных делений клеток.

Некоторые дополнительные эффекты ауксинов и их использование.

Ауксины и неоднородность внешней среды.

Суммируя эффекты ауксинов, нельзя не отметить адекватность ответов растений на внешние стимулы, которая достигается за счет перераспределения единственной группы гормонов - ауксинов.

Итак, по теории тропизмов Холодного-Вента, концентрация ауксинов повышается на теневой (при фототропизме) или на нижней (при отрицательном геотропизме) стороне побега. Заметим, что нижняя сторона часто оказывается одновременно и теневой.

Апекс побега воспринимает внешние стимулы и активно перераспределяет ауксины. В субапикальной зоне происходит более интенсивный рост нижних (теневых) клеток, что приводит к тропизму (т. е. наилучшей ориентации верхушки побега в пространстве). В зоне ветвления стекающий по теневой стороне ауксин не дает развиваться боковым почкам, а на более освещенной части стебля боковые почки раньше "просыпаются". В итоге крона одиноко стоящего дерева направлена ветками в южную сторону, а в лесу крона занимает самое лучшее положение, занимая своими побегами малейшее хорошо освещенное пространство.

Если побег упал на землю, стекающий вниз ауксин не дает там развиваться боковым почкам - они начинают рост на верхней стороне поваленного ствола. На нижней стороне могут образоваться придаточные корни, которые сразу же окажутся в контакте с почвой, что позволяет поваленному стеблю укорениться.

Ауксин и плоды.

Стимуляция развития бессемянных плодов - один из известных физиологических эффектов ауксинов. В норме плоды с многочисленными семенами лучше обеспечены питательными веществами, чем те, в которых семян нет.

Аттрагирующий эффект ауксинов приводит к тому, что чем больше семян образовалось в плоде (т.е. чем больше точек синтеза ауксинов), тем лучше плод обеспечивается питательными веществами. Обработывая бессемянные плоды раствором ауксина, экспериментатор создает у растения "иллюзию", что семена в них есть, туда направляются питательные вещества и это стимулирует развитие плодов.

Ауксин как гербицид.

Если ауксинов слишком много, то начинается синтез гормона-антагониста - этилена. Этилен он угнетает рост побегов в длину, способствует опадению листьев, ингибирует рост главного корня. Если обрабатывать растение естественными ауксинами (ИУК, ИПВК и др.), то оно быстро начнет перерабатывать их, окисляя или "отправляя в запас" избыток ауксинов. У растений, как правило, нет систем инактивации синтетических аналогов ауксинов (НУК, и особенно - 2.4-Д). При обработке растений этими соединениями происходит синтез антагонистов (прежде всего этилена) со всеми вытекающими последствиями: угнетением роста, пожелтением и сбрасыванием листьев и т.д. Особенно неустойчивы к воздействию 2.4-Д двудольные растения, у которых быстро отмирают кончики корней.

Это свойство позволило использовать синтетический ауксин - 2.4-Д - в качестве гербицида, селективно убивающего двудольные. 2.4-Д нашла применение везде, где

основная возделываемая культура - однодольное растение. На плантации пшеницы, ржи или кукурузы 2.4-Д используют ограниченно (это вещество является "по совместительству" не только синтетическим ауксином, но и канцерогеном, мутагеном и ядом). Широко применяют 2.4-Д для химической прополки газонов. Газон состоит исключительно из однодольных (злаков), которым 2.4-Д не причиняет вреда. Одуванчики, маргаритки и другие сорняки газонов гибнут от этого синтетического ауксина. Можно применять 2.4-Д при посадке декоративных луковичных растений, но при этом сначала выясняют, какие концентрации гербицида они переносят безболезненно.

О гербицидных свойствах ауксинов играют роль при укоренении черенков. При превышении рекомендованной концентрации препарата или времени обработки, растения синтезируют этилен, что неблагоприятно скажется на состоянии черенков.

Гравитропизм.

Лучше всего гравитропизм изучен на корнях (как на модельной системе). Микроскописты давно заметили, что во многих клетках растения есть крупные крахмальные зерна (амилопласты). Под действием силы тяжести они опускаются на нижнюю сторону клетки. О животных уже хорошо было известно, что сила тяжести воспринимается в вестибулярном аппарате внутреннего уха: мелкие камешки (статолиды) давят на те или иные нервные окончания и человек воспринимает, где находится центр Земли даже в полной темноте. По аналогии для растений была выдвинута гипотеза, что крахмальные зерна отвечают за восприятие силы тяжести, а сами крахмальные зерна назвали **статолитами**.

Если поместить растения в центрифугу, растение воспринимает силу тяжести, что коррелирует с оседанием статолидов на нижнюю сторону клетки. Однако, корреляция не дает права утверждать, что статолиды действительно играют роль в восприятии силы тяжести.

При хирургическом удалении ткани с крахмалом (например, при удалении корневого чехлика) гравитропизм корня нарушается. Однако, чехлик важен для многих ростовых процессов в корне, и нарушение тропизма может быть вызвано с травмой, а не удалением клеток с крахмалом.

Более корректный эксперимент поставили в середине 1970-х годов. У мутантных растений с нарушенным синтезом крахмала скорость изгиба корня в ответ на гравистимуляцию, составила около 70% от ответа нормальных растений.

Таким образом, можно утверждать, что крахмал отвечает не более, чем за 30% чувствительности к силе тяжести. По современным данным значительную роль в восприятии силы тяжести играет распределение органелл в клетке и состояние цитоскелета.

После восприятия первичного стимула (изменение положения растения относительно вектора силы тяжести) происходит перераспределение потоков ауксина. Практически все полученные мутантные растения с нарушенным гравитропизмом обладают сниженной чувствительностью к ауксиновому сигналу. Возможно, что у мутантов восприятие силы тяжести и перераспределение ауксинов происходят нормально, но клетки не способны к рецепции ауксина, не в состоянии на это ответить.

Еще одним бесспорным фактом является участие кальция в гравитропизме, поскольку Ca^{2+} служит одним из посредников ответа на ауксин. Хелатирование ионов Ca^{2+} в апопласте с помощью ЭДТА нарушает гравитропический ответ.

Кроме кальция в ответе на гравистимуляцию задействованы направленные потоки катионов, которые идут через корневой чехлик. Если заменить корневой чехлик на агаровый блок, пропитанный раствором солей калия, происходит изгиб в зоне растяжения.