

---

---

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ  
РАСТЕНИЙ**

---

---

УДК 581.1

## **ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПЛОДОВ У РАСТЕНИЙ**

© 2014 г. Н. В. Обручева

*Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН*

*127276 Москва, Ботаническая ул., д. 35*

*e-mail: obroucheva@ippras.ru; n.obroucheva@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.04.13 г.

Окончательный вариант получен 03.06.13 г.

Рассмотрены современные представления о гормональной регуляции процессов завязывания плодов, их роста, созревания и достижения ими спелости. Опыление и оплодотворение вызывают активацию семязпочки в результате снятия блокирующего действия этилена и АБК, что проявляется в накоплении ауксина. Интенсивный рост плода обусловлен синтезом ауксина в зарождающемся семени и синтезом гиббереллинов в перикарпе и осуществляется за счет деления и растяжения его клеток. У климактерических сочных плодов созревание регулируется этиленом и описывается так называемой Системой 1, сочетающей возможность автоингибирования и автокатализа этиленом своего биосинтеза. Переход от созревания к спелости в плодах томата характеризуется бурным синтезом этилена и его рецепторов, что определяется функционированием регуляторной Системы 2, в которой участвует гораздо больше этилен-индуцируемых генов. Кроме того, в плодах персика гормональная регуляция поспевания плодов включает активное участие ауксина в регуляции биосинтеза этилена, что сочетается с индукцией этиленом экспрессии генов как биосинтеза ауксина, так и ответа на ауксин. Этилен индуцирует экспрессию генов, ответственных за размягчение мякоти плода, его вкус, окраску и аромат. У неклимактерических сочных плодов этилена образуется при созревании очень мало, его выделение несколько возрастает только в самом конце поспевания, и описывается редуцированной Системой 1. Спелость неклимактерических плодов в слабой степени зависит от этилена, но стимулируется абсцизовой кислотой.

*Ключевые слова:* завязывание плода, рост плода, созревание плода, поспевание плода; климактерические плоды, гиббереллины, ауксины, этилен, абсцизовая кислота.

DOI: 10.7868/S0475145014010066

### **ВВЕДЕНИЕ**

Биологическая роль плодов заключается в поддержании семенного размножения растений, а именно, в защите развивающихся семян от повреждений и в распространении созревших семян. Плоды обычно представляют собой разросшиеся завязи (нижние части пестика), которые могут также включать другие элементы цветка, например, цветоложе. Плоды можно разделить на сухие (бобы, стручки, коробочки, орехи и др.) и сочные (ягоды, костянки и др.). В качестве модельных плодов в обзоре будут рассмотрены сухие плоды гороха (плод боб), арабидопсиса (стручок) и сочные плоды томата (ягода), персика (сочная костянка) и земляники (ложная ягода, в которой семена находятся на поверхности разросшегося сочного цветоложа). Многие сухие плоды облада-

ют рядом приспособлений для растрескивания створок и рассеивания семян, тогда как сочные плоды поедаются различными животными, которые сами способствуют распространению семян в природе.

Развитие плода происходит после оплодотворения, параллельно с образованием и формированием семян, и начинается с завязывания плода, после чего плод растет в результате деления и растяжения клеток. Выросший плод созревает и затем превращается в спелый плод, что сопровождается изменением его консистенции, вкуса, цвета и аромата. В данном обзоре весь период развития плода у покрытосеменных растений разделен на 4 этапа: завязывание плода, рост, созревание и поспевание, хотя границы между ними у ряда видов не всегда отчетливо заметны, и

окончание одного этапа может сопровождаться началом следующего. Тем не менее, эти этапы будут рассмотрены по отдельности, чтобы показать их специфику и особенности гормональной регуляции. Принципы функционирования молекулярных систем и направленность регуляторных механизмов, ответственных за развитие и созревание сухих и сочных плодов, имеют много общих черт (Seymour et al., 2013).

### ЗАВЯЗЫВАНИЕ ПЛОДА

Начальные этапы плодоношения сходны у сухих и сочных плодов. До опыления в завязи, из которой будет формироваться плод, не происходит предварительной подготовки к завязыванию плода. Перед опылением завязь цветка арабидопсиса поддерживается временно в неактивном состоянии в результате не только низкого содержания ауксина и присутствия его конъюгатов (Dorsey et al., 2009), но и из-за очень низкого содержания гиббереллинов (ГК). Так в завязи цветка гороха ГК практически отсутствует (Garcia-Martinez et al., 1991), а в завязи томата уровень биологически-активного гиббереллина ГК<sub>1</sub> составляет всего 0.2 нг/г сыр. веса (Serrani et al., 2008), что согласуется с отсутствием мРНК рецептора ГК *GID1* (Serrani et al., 2008) и присутствием DELLA белков – репрессоров сигнальной системы гиббереллинов (Dorsey et al., 2009; de Jong et al., 2009). В неопыленных завязях томата обнаружены мРНК нескольких репрессоров ауксинового сигнала (*Aux/IAA*) (Serrani et al., 2008); при низком уровне ауксина эти белки могут взаимодействовать с факторами транскрипции *ARF* (*auxin-response factor*) (Serrani et al., 2008) и блокировать экспрессию ауксин-зависимых генов (de Jong et al., 2009).

Неактивное состояние семяпочки поддерживается также интенсивным образованием этилена в цветках петунии и в завязи томата (Sjut, Bangerth, 1981; Tang, Woodson, 1996; Vriezen et al., 2008) и активной экспрессией генов, кодирующих синтез абсцизовой кислоты (АБК), – неоксантинсинтазы и диоксигеназы 9-*cis*-эпоксикаротиноидов (Vriezen et al., 2008).

Опыление и последующее оплодотворение приводят к резкому изменению баланса фитогормонов и активации событий в семяпочке. Они касаются в первую очередь ослабления ингибирующего действия АБК. Ее уровень понижается в завязи томата в результате экспрессии гена 8'-гидроксилазы АБК (Vriezen et al., 2008) – фермента, превращающего

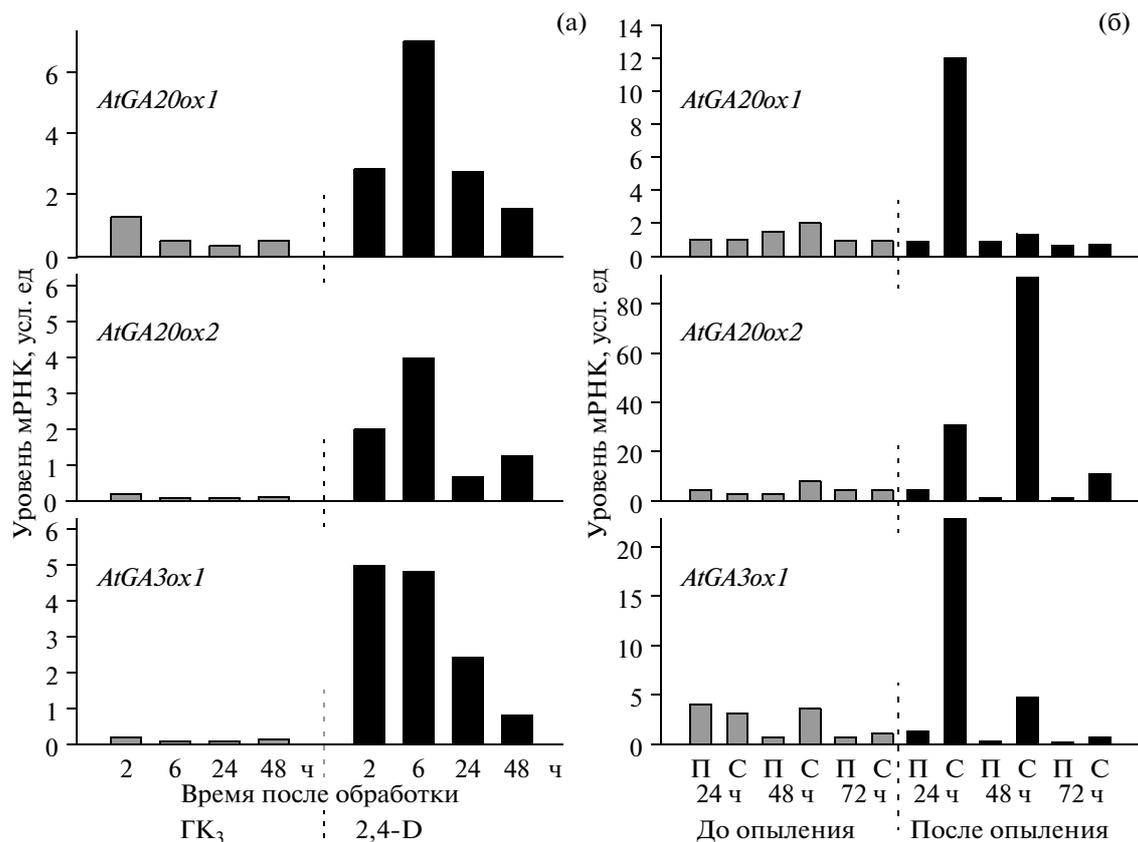
АБК в неактивные фазеевую и дигидрофазеевую кислоты.

Вторым активирующим фактором является снижение выделения этилена. Хотя само опыление индуцирует синтез транскриптов АЦК-синтаз, ферментов, катализирующих синтез аминоклопропанкарбоновой кислоты (АЦК) – предшественника этилена (Vriezen et al., 2008), уже через 12 ч после опыления образование этилена падает в результате ослабления экспрессии генов АЦК-оксидаз *ACO1* и *ACO5* в 20 и 37 раз, соответственно.

Главным событием, ведущим к завязыванию плода, является повышение содержания ауксина в оплодотворенной семяпочке томата (Mapelli et al., 1978; Sjut, Bangerth, 1981), хотя пока неясно, связано ли оно с биосинтезом ауксина или с гидролизом его конъюгатов. При повышении уровня ауксина усиливается экспрессия генов *Aux/IAA* и *ARF* (Serrani et al., 2008; de Jong et al., 2009; Seymour et al., 2013), что свидетельствует об активации сигнальной системы ауксина. Такую активацию можно вызвать обработкой неопыленных завязей ауксином 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислотой (2,4-Д), но не гиббереллинами (Serrani et al., 2008). Вновь синтезированные *Aux/IAA* белки быстро подвергаются протеолизу с помощью убиквитин-протеасомной системы (de Jong et al., 2009).

Следующим событием, приводящим к образованию плода, является индукция генов биосинтеза ГК, вызванная ауксином (Serrani et al., 2008; Dorsey et al., 2009; Ozga et al., 2009). На рис. 1а видно, что экспрессия генов биосинтеза ГК начинается уже через 2 ч после обработки завязи арабидопсиса ауксином 2,4-Д (Dorsey et al., 2009), однако обработка ГК не вызывает индукции этих генов. Экспрессия генов биосинтеза гиббереллинов происходит только в оплодотворенной семяпочке, но не в перикарпе будущего плода (рис. 1б). На соматических зародышах рапса было показано, что для удлинения оси зародыша оптимальная концентрация ГК достигается между стадией торпедо и началом развития семядолей, причем ГК действует только на рост, а не на деление клеток (Hauss et al., 2002).

Таким образом, оплодотворение запускает индуцированный ауксинами синтез ГК в развивающихся семенах в течение первых трех суток (Dorsey et al., 2009). За это время в семяпочке арабидопсиса происходит экспрессия четырех генов *GA20ox* (кодирующих ГК20-оксидазу, превращающую ГК<sub>53</sub> в ГК<sub>20</sub>), трех генов *GA3ox* (ко-



**Рис. 1.** Экспрессия генов биосинтеза гиббереллинов в семяпочке и перикарпе арабидопсиса (Dorsey et al., 2009). (а) – Временной ход экспрессии генов после обработки завязи 10 мкМ 2,4-Д или 330 мкМ ГК<sub>3</sub>. (б) – Экспрессия генов в семяпочке (С) и перикарпе (П) до и после опыления.

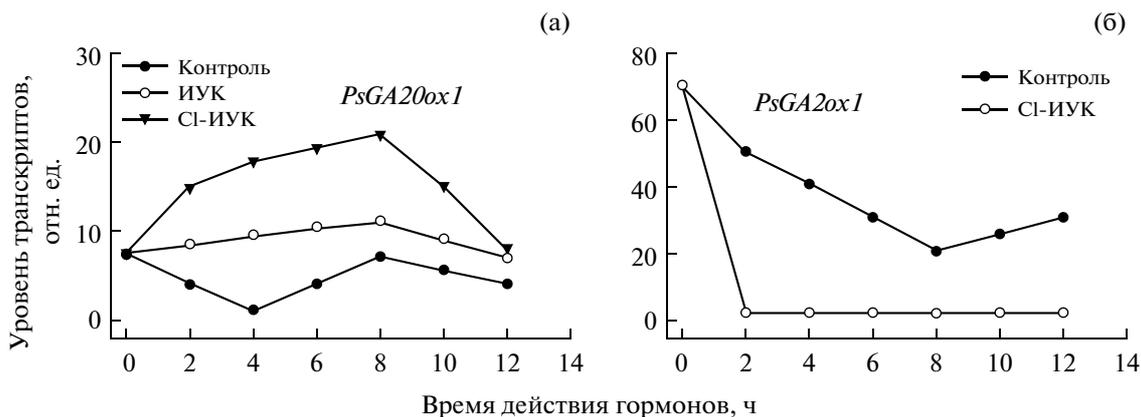
дирующих ГК<sub>3</sub>-оксидазу, ответственную за превращение ГК<sub>20</sub> в ГК<sub>1</sub>) и четырех генов *GA2ox* (ГК<sub>2</sub>-оксидазы, превращающей активный ГК<sub>1</sub> в неактивный ГК<sub>8</sub>). Таким путем обеспечивается и синтез биологически активного ГК<sub>1</sub> и его инактивация. Уже ко вторым суткам в арабидопсисе становится возможным функционирование сигнальной системы ГК благодаря деградации белка RGA, относящегося к семейству DELLA репрессоров (Dorsey et al., 2009).

В завязях томата также происходит индуцированный ауксином синтез ферментов, участвующих в образовании ГК, а именно *ent*-копалилди-фосфатсинтазы (ключевого фермента на начальном этапе биосинтеза ГК), ГК<sub>20</sub>-оксидазы и ГК<sub>3</sub>-оксидазы (Serrani et al., 2008), в результате чего уровень предшественников биологически активного ГК<sub>1</sub> резко возрастает (ГК<sub>19</sub> в 20 раз, а ГК<sub>20</sub> – в 100 раз) (de Jong et al., 2009). В присутствии ГК обнаруживается экспрессия предполагаемого рецептора ГК (Serrani et al., 2008). ГК сти-

мулирует также деградацию DELLA репрессора своей сигнальной системы (de Jong et al., 2009).

При завязывании плодов гороха (Ozga et al., 2009) общая тенденция гормональной регуляции сохраняется, но экспрессия генов биосинтеза ГК в семяпочке протекает во времени несколько по-иному. Сразу после оплодотворения в 19 раз усиливается транскрипция гена *GA3ox1* и затем падает в течение суток. Аналогичен ход экспрессии генов *GA2ox1* и *GA2ox2*, что приводит к снижению уровня образовавшегося в семяпочке ГК<sub>1</sub> в течение первых двух суток. Затем в течение последующих четырех дней происходит активная экспрессия генов, кодирующих копалилди-фосфатсинтазу, ГК<sub>20</sub>-оксидазу и ГК<sub>3</sub>-оксидазу (Ozga et al., 2009).

Таким путем разворачиваются события в развивающемся семени в результате оплодотворения семяпочки. Собственно инициация роста плода начинается немного позже – в плодах гороха перикарп начинает расти в течение вторых суток после оплодотворения (Ozga et al., 2009).



**Рис. 2.** Действие ауксинов на экспрессию генов биосинтеза гиббереллинов в перикарпе гороха через 12 ч после удаления семени из завязи, опыленной за двое суток до начала эксперимента (Ozga et al., 2009). Перикарп обработан 50 мкМ ИУК или 4-СІ-ИУК. Экспрессия гена *PsGA20ox1* (а) и экспрессия гена *PsGA2ox1* (б).

Именно на плодах гороха рост перикарпа удалось изучить достаточно подробно, потому что даже до опыления размер будущих створок (перикарп) плода достаточно велик (7–10 мм), и можно легко отделить перикарп от зачатка семени. Для роста перикарпа необходимо присутствие семени как источника ауксина (Ozga et al., 2009). Удаление семени после оплодотворения уже через 12 ч приводит к ослаблению экспрессии генов биосинтеза ГК в перикарпе, через 24 ч вызывает резкое падение уровня  $GK_{20}$  и  $GK_1$  и через 48 ч ГК не обнаруживаются. Через 72 ч рост замедляется, и, если перикарп не обработать ауксином или гиббереллином, к 96 ч рост плода прекратится и плод опадет. Развивающиеся семена индуцируют в перикарпе синтез ГК, необходимых для его роста.

В отсутствие семян экспрессию генов синтеза ГК можно вызвать обработкой перикарпа природным ауксином. В случае гороха природным ауксином является 4-хлор-индолилуксусная кислота (СІ-ИУК). Этот ауксин индуцировал экспрессию генов *GA20ox1* (рис. 2а) и *GA3ox1* уже через 2 ч после обработки, тогда как обычный ауксин — индолилуксусная кислота (ИУК) такого эффекта не оказывал. СІ-ИУК также быстро снижала экспрессию гена *GA2ox1* (рис. 2б), задерживая тем самым инактивацию  $GK_1$  и продлевая период его активности. Однако, СІ-ИУК не была способна вызвать индукцию гена копаллидифосфатсинтазы (*CPS1*), то есть не была способна активировать начальные этапы биосинтеза ГК (Ozga et al., 2009). Возможно, что эффект СІ-ИУК косвенно связан с ее способностью ингибировать действие этилена (Johnstone et al., 2005).

Из приведенных данных следует, что ауксин развивающегося семени индуцирует синтез ГК в перикарпе семян гороха. В семенах арабидопсиса синтез ГК происходит в семенах и образовавшиеся там ГК передвигаются в перикарп (Dogsey et al., 2009).

У многих растений описано развитие так называемых партенокарпических плодов, которые развиваются без опыления/оплодотворения и не содержат семян. Как следует из уже представленных данных, отсутствие семени во время инициации плода можно заменить обработкой природным ауксином или ГК. Если транспорт ИУК из завязи или из верхушки стебля заблокирован, то партенокарпический плод у томата разовьется под влиянием ГК (Serrani et al., 2010). Развития партенокарпического плода гороха можно добиться, удалив верхнюю часть стебля; тогда весь ГК, синтезированный в оставшемся листе, поступит в неоплодотворенную завязь, заменив тем самым действие экзогенного ГК (García-Martínez et al., 1991). Описано образование партенокарпических плодов арабидопсиса в случае замолкания генов  $GK2$ -оксидаз, что предотвращает инактивацию имеющегося в завязи небольшого количества  $GK_1$  (Rieu et al., 2008). Развитие партенокарпического плода арбуза без опыления/оплодотворения или после опыления облученной пылью (Муса, Салем, 2010) можно было бы объяснить действием имевшихся в семяпочке малых количеств гормонов и активацией их сигнальных систем, поскольку известны случаи образования партенокарпических плодов томатов и арабидопсиса при нарушении экспрессии генов *Aux/IAA* (Wang et al., 2005) или *ARF* (Serrani et al., 2008; Goetz

Содержание гиббереллинов на 10-ый день после опыления завязи томата или после обработки 2,4-Д, нг/г сыр. веса. Концентрация 2,4-Д 200 нг/10 мкл 5% этанола (Serrani et al., 2008)

Завязи	Предшественники		Активный ГК <sub>1</sub>	Катаболит ГК <sub>29</sub>	Неактивный ГК <sub>8</sub>
	ГК <sub>19</sub>	ГК <sub>20</sub>			
Неопыленные	0.5	0.3	0.2	0.1	0.6
Неопыленные + 2,4-Д	10.0	22.2	5.3	5.7	31.5
Опыленные	8.7	26.6	1.1	9.7	22.9

et al., 2007) в отсутствие оплодотворения, а также при замолкании гена *DELLA*, участвующего в инактивации сигнальной системы ГК (Marty et al., 2005).

### РОСТ ПЛОДА

Завязавшийся растущий плод характеризуется накоплением в перикарпе ауксинов, а также гиббереллинов, синтез которых индуцируется ауксинами. Гены синтеза ауксина экспрессируются в самом начале роста плода томата (Lemaire-Chamley et al., 2005) и персика (Bonghi et al., 2011). Накопление транскриптов генов компонентов сигнальной системы ауксинов (пяти генов *Aux/IAA* и двух генов *ARF*) после обработки 2,4-Д наблюдается в перикарпе томата к 5-ому дню после опыления (Serrani et al., 2008). Первый пик уровня ауксина в растущих плодах томата приходится на 8-ой день, второй – на 30-ый (de Jong et al., 2009).

В растущих плодах гороха эндогенный ауксин С1-ИУК, образующийся в семенах, стимулирует биосинтез ГК в перикарпе гороха в течение первых 2–5 дней после опыления (Ozga et al., 2009).

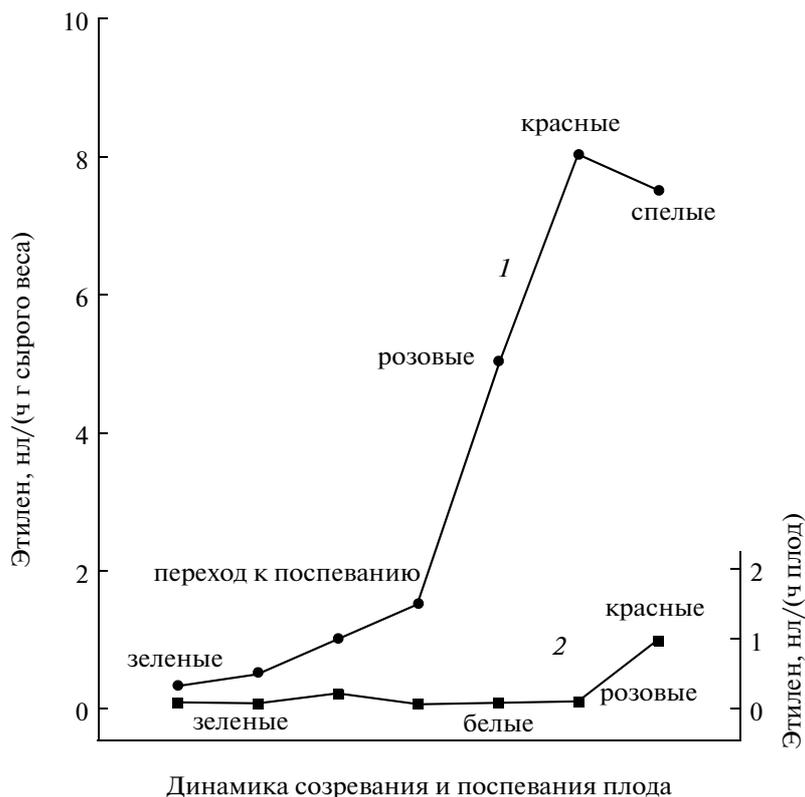
Уровень экспрессии отдельных генов ГК20-оксидаз во время роста перикарпа в плодах томата существенно отличается (Serrani et al., 2008). На 5-ый день преобладает экспрессия двух генов – *GA20ox1* и *GA20ox2*, но она ослабевает к 10-му дню и практически прекращается к 20-му дню. Экспрессия генов *GA20ox3* и *GA20ox4* происходит гораздо менее активно, и к 20-му дню *GA20ox4* уже не экспрессируется, тогда как *GA20ox3* продолжает слабо транскрибироваться. Индукция этих генов ауксинами приводит к накоплению предшественников ГК и биологиче-

ски активного ГК<sub>1</sub> (таблица), а также к присутствию уже “отработавших” ГК – неактивного ГК<sub>8</sub> и катаболита ГК<sub>29</sub> (Serrani et al., 2008). С возрастом индукция ауксинами генов биосинтеза ГК ослабевает.

При транскриптомном анализе генов завязей томатов, обработанных ГК, по сравнению с опыленными завязями, через трое суток было обнаружено, что под действием самой ГК повышается экспрессия 152 генов и снижается экспрессия 94 генов (Vriezen et al., 2008). Кроме того, ГК, как и опыление, усиливает экспрессию 193 генов и понижают экспрессию 246 генов. Среди генов, индуцируемых как ГК, так и опылением, в первую очередь надо отметить гены, обуславливающие деление клеток и кодирующие образование ряда циклинов, циклин-зависимых киназ, белков веретена и гистонов. Наряду с ними, интенсивно образуются мРНК белков, участвующих в модификации клеточных оболочек при растяжении клеток, а именно, пектатлиазы, пектинметилэстеразы, экстенсина, 1,4-β-глюканазы, ксилотрансферазы, экстенсина, 1,4-β-глюканазы, ксилотрансферазы и других.

Действительно, ауксины и ГК вызывают интенсивный рост плода, причем ауксины в большей степени влияют на деление клеток, а гиббереллины – на их растяжение (Serrani et al., 2008). Известно, что в плодах томатов деление длится 10–14 дней, а растяжение (увеличение клеток в объеме) – последующие 6–7 недель (de Jong et al., 2009). В плодах гороха рост продолжается более 20 дней, причем максимум скорости роста приходится на 4–8 дни (Ozga et al., 2009).

Растущий плод гороха обладает большой аттрагирующей способностью и до 8–12 дня является основным акцептором притекающих ассимилятов, затем эта роль переходит к интенсивно растущим семенам (Ozga et al., 2009). Цитокини-



**Рис. 3.** Динамика выделения этилена плодами томата (Jiang, Fu, 2000) (кривая 1) и земляники (Janetta et al., 2006) (кривая 2) в течение созревания и приобретения спелости.

ны принимают участие в регуляции деления клеток семени и перикарпа; известно, что в плодах персика циклин D3 активно синтезируется и в развивающемся семени и в мезокарпе, но в семени чувствительность к цитокинину выше (Bonghi et al., 2011). Рост плода люпина сопровождается в первые 10 дней интенсивным притоком цитокининов по флоэме и ксилеме цветоножки, преимущественно в виде рибозида зеатина и в меньшей степени дигидрозеатина (Emery et al., 2000), также участвующих, по-видимому, в регуляции деления клеток. Возможно, что накопление цитокининов связано с вызываемым ГК замедлением экспрессии генов зеатин-глюкозилтрансферазы и зеатин-ксилозилтрансферазы, участвующих в конъюгации цитокининов (Vriezen et al., 2008).

Существенно, что в результате опыления или действия ГК понижена экспрессия гена рецептора этилена *ETR6*, генов, кодирующих компоненты пути передачи сигнала этилена, и генов синтеза этилена (АЦК-синтаз *ACS1*, *ACS2* и *ACS6* и АЦК-оксидаз *ACO1*, *ACO3*, *ACO4* и *ACO5*) (Vriezen et al., 2008). Кроме того, понижена экспрессия ге-

нов синтеза и распада АБК (неоксантинсинтазы и диоксигеназы 9-*cis*-эпоксикаротиноидов).

Таким образом ГК, синтезируемые в растущем плоде, способствуют ослаблению экспрессии генов, кодирующих ферменты синтеза этилена и компоненты пути передачи его сигнала, а также вызывают ослабление синтеза АБК, но индуцируют программы, ответственные за осуществление деления и растяжения клеток.

### КЛИМАКТЕРИЧЕСКИЕ И НЕКЛИМАКТЕРИЧЕСКИЕ ПЛОДЫ

Созревание и поспевание плодов регулируется различно у климактерических и неклимактерических сочных плодов. К первым относятся томаты, яблоки, груши, сливы, персики, авокадо, папайя, киви, бананы, дыни, арбузы, тыквы, а ко вторым — виноград, земляника, малина, вишня, ананас, цитрусовые и перец.

Этилен является основным фитогормоном, регулирующим переход климактерических зрелых (но неспелых) плодов к спелости (размягчению, приобретению окраски и аромата).

Только у климактерических плодов превращение их в спелые сопровождается бурной активацией дыхания и выделения этилена; соответственно, обработка плодов этиленом ускоряет переход от зрелости к спелости.

Неклимактерические плоды образуют гораздо меньше этилена, и обработка этиленом не ускоряет их поспевание (Janetta et al., 2006; Pech et al., 2012). Различия в интенсивности выделения этилена отчетливо видны на рис. 3. Несмотря на некоторую разницу в способе расчета количества выделенного этилена, видно, что климактерические плоды томата выделяют этилена примерно на порядок больше, чем плоды земляники. Количество этилена, образуемое неклимактерическими плодами, настолько мало, что долгое время считалось, что такие плоды совсем не выделяют этилен. Динамика образования этилена тоже неодинакова, в неклимактерических плодах его подъем приурочен только к самому концу периода поспевания. У неклимактерических плодов не происходит подъема интенсивности дыхания в начале поспевания.

Рассмотрим, как регулируются созревание и поспевание у типичного климактерического плода — томата и типичного неклимактерического плода — земляники.

### РЕГУЛЯЦИЯ СОЗРЕВАНИЯ КЛИМАКТЕРИЧЕСКИХ ПЛОДОВ

Созревание происходит в плодах, завершивших рост. Визуально созревание проявляется у плодов томата в изменении окраски от зеленой к желтовато-розовой.

Для незрелых плодов в период превращения их в зрелые характерно относительно слабое выделение этилена (см. рис. 3). Именно действие этилена лежит в основе регуляции созревания (и далее поспевания) климактерических плодов. Многочисленными исследованиями показано, что в плодах контролируются как синтез этилена, так и путь передачи сигнала от этилена к этилен-регулируемым генам.

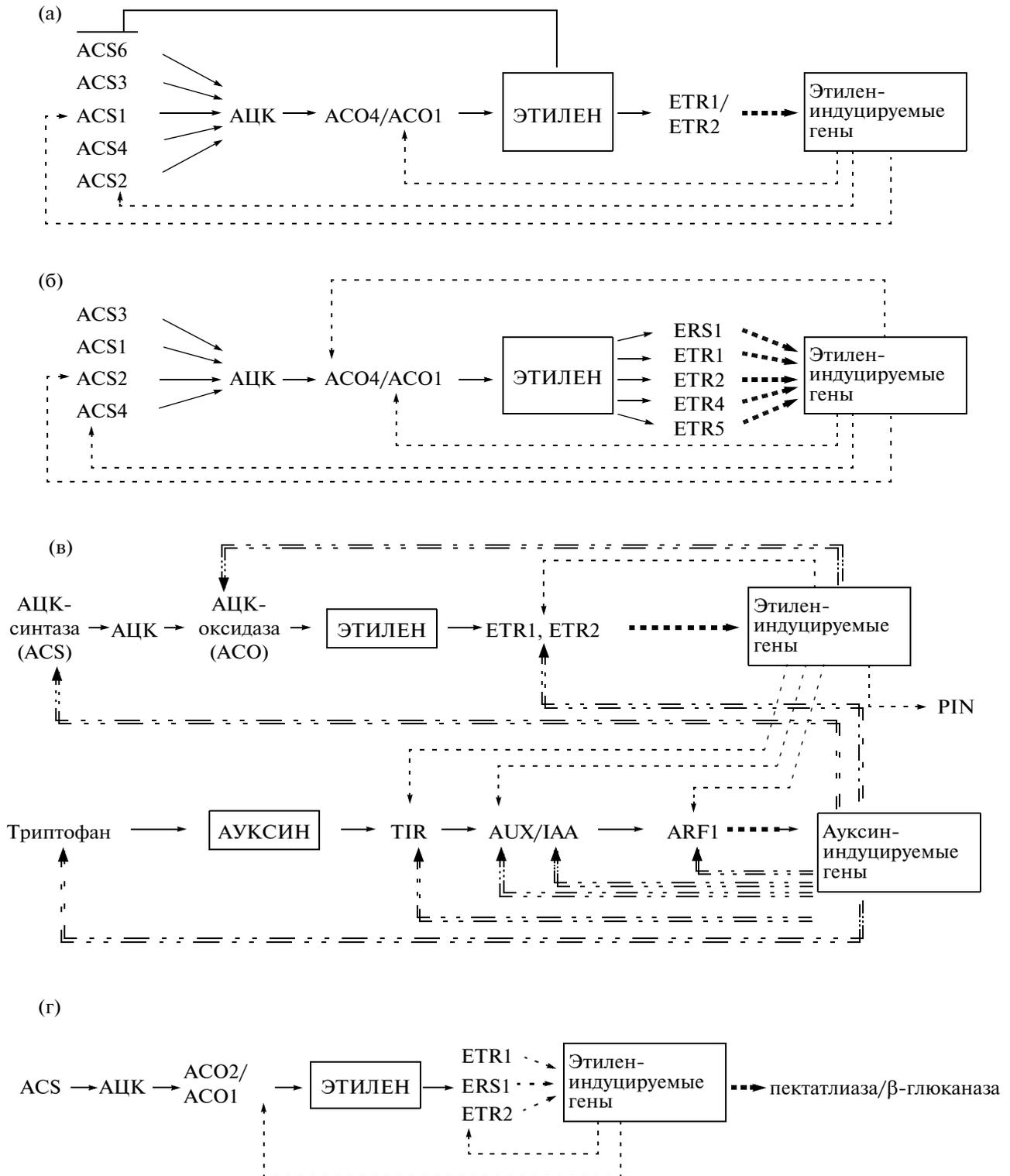
Биосинтез этилена осуществляется в два этапа. Сначала из S-аденозилметионина образуется АЦК с помощью АЦК-синтазы (ACS), после чего АЦК окисляется до этилена под действием АЦК-оксидазы (ACO) (Alexander, Grierson, 2002). Скорость образования АЦК лимитирует скорость синтеза этилена

Передача сигнала от этилена включает его рецепцию, активацию серин/треониновой киназы, фосфорилирование факторов транскрип-

ции и взаимодействие с промоторами генов-мишеней, что приводит к началу их транскрипции. Современные представления о функционировании сигнальной системы этилена изложены в обзоре Shakeel и др. (2012). Рецепторы этилена представляют собой интегральные мембранные белки, находящиеся в эндоплазматическом ретикулуме. Первое подсемейство рецепторов включает ETR1 и ERS белки, второе — ETR2, EIN4 и ERS2 белки, отличающиеся тем, что рецепторы второго подсемейства имеют дополнительный трансмембранный домен, связывающий этилен. Все рецепторы физически ассоциированы с CTR1 (серин/треонин киназой), обладающей протеинкиназной активностью (Klee, Giovannoni, 2011; Pech et al., 2012). В отсутствие этилена CTR1 подавляет функционирование всей цепи передачи сигнала.

Как только молекула этилена связывается с рецептором, сигнал передается по цепи. Предполагается, что димеры рецепторов образуют в мембранах кластеры, что способствует их взаимодействию (cross-talk) и амплификации сигнала (Shakeel et al., 2012). При усилении образования этилена и его большей рецепции передача сигнала к этилен-индуцируемым генам становится более эффективной. В передаче сигнала от рецепторов этилена участвует ряд компонентов. В результате связывания этилена с рецептором в CTR1 происходят конформационные изменения, что приводит к инактивации CTR1 и дефосфорилированию следующего компонента сигнальной системы — трансмембранного белка EIN2, также локализованного в эндоплазматическом ретикулуме. Высвобождающийся C-терминальный домен EIN2 мигрирует в ядро, и сигнал передается на ядерные компоненты сигнальной цепи, осуществляющие этилен-зависимую регуляцию транскрипции генов (Shakeel et al., 2012). Эти факторы транскрипции представлены EIN3 и EIN3-like (EIL1 и EIL2) белками, которые соединяются с ERF (ethylene-response factor) элементами, которые в свою очередь связываются с промоторами генов-мишеней. Таких генов-мишеней, индуцируемых этиленом, может быть до 85 у томатов (Pech et al., 2012). Так осуществляется CTR1-зависимый путь передачи сигнала этилена, характерный для многих этилен-регулируемых процессов в растении (Shakeel et al., 2012).

Для созревающих плодов регуляцию биосинтеза этилена и передачу сигнала к этилен-зависимым генам можно представить себе схематически (рис. 4а) как функционирование так называемой Системы 1 (Klee, Clark, 2004). Она характеризуется, во-первых, низкой интенсивностью выде-



**Рис. 4.** Схемы участия этилена в регуляции созревания и поспевания плодов. (а) – Система 1 в созревающих плодах томатов. (б) – Система 2 в спеющих плодах томата. (в) – Взаиморегуляция поспевания плодов персика этиленом и ауксином. (г) – Система 1 в спеющих плодах земляники. АЦК – предшественник этилена; ACS – АЦК-синтаза; АСО – АЦК-оксидаза; ETR и ERS – рецепторы этилена. TIR – рецептор ауксина; Aux/IAA и ARF – компоненты сигнальной системы ауксина; PIN – регулятор полярного транспорта ауксина. Стрелками обозначена стимуляция, |– обозначено ингибирование. Сигнальная система этилена условно обозначена многоточием. Штриховыми линиями обозначена индукция генов этиленом. Двойными штриховыми линиями (в) обозначена индукция генов ауксином.

ления этилена (рис. 3), поскольку вначале активно экспрессируется только один ген АЦК-синтазы из девяти, а именно *ACS6* (Jiang, Fu, 2000; Pech et al., 2012). Его экспрессия прекращается к концу периода созревания по принципу отрицательной обратной связи в результате накопления этилена; поэтому Система 1 называют автоингибируемой. Гены других АЦК-синтаз *ACS1* и *ACS3* экспрессируются слабо и конститутивно в течение всего периода созревания плода томата. Последующие гены, участвующие в синтезе этилена, а именно гены АЦК-оксидазы (*ACO1* и *ACO4*) (Pech et al., 2012), в зеленых плодах экспрессируются также слабо (Nakatsuka et al., 1998).

Во-вторых, Система 1 характеризуется слабой экспрессией генов рецепторов этилена (Klee, Clark, 2004). Из всех генов *ETR* в созревающих плодах томатов экспрессируются только два — *ETR1* и *ETR2*, причем *ETR1* транскрибируется в 5 раз активнее. Экспрессия гена положительного регулятора *EIN2* постоянна в течение периода созревания плода и не регулируется этиленом.

Усиление накопления этилена происходит в середине периода созревания благодаря экспрессии генов АЦК-оксидазы *ACO1* и *ACO4*, а также генов еще двух АЦК-синтаз *ACS2* и *ACS4*, индуцированных самим этиленом (Nakatsuka et al., 1998; Jiang, Fu, 2000; Pech et al., 2012) в результате чего обеспечивается интенсивное образование этилена в созревающих плодах. Переход плода к поспеванию связан с прекращением экспрессии гена *ACS6* (Jiang, Fu, 2000) и временной индукцией гена *ACO3* (Pech et al., 2012) в период между концом созревания и началом поспевания плода.

Недавно появились сведения о том, что в плодах томата под действием этилена может экспрессироваться ген *GR* (green-ripe), что препятствует переходу плода к спелости. Полагают, что передача сигнала к этому гену осуществляется *CTR1*-независимым путем (Shakeel et al., 2012).

### РЕГУЛЯЦИЯ ПОСПЕВАНИЯ КЛИМАКТЕРИЧЕСКИХ ПЛОДОВ

У большинства климактерических плодов до перехода к спелости снижается содержание ауксина в результате повышенной экспрессии генов, осуществляющих конъюгацию ауксинов (Schaffer et al., 2012).

Участие этилена в превращении зрелого плода в спелый обусловлено его интенсивным синтезом, который описывается как функционирование Системы 2 (рис. 4б). В отличие от Системы 1, она характеризуется, во-первых, бурным выделе-

нием этилена (см. рис. 3), типичным для сочных климактерических плодов. Интенсивный синтез этилена поддерживается по принципу автокатализа (положительной обратной связи), то есть выделяющийся этилен индуцирует экспрессию генов, участвующих в его биосинтезе (Klee, Clark, 2004; Pech et al., 2012). Автоингибирования синтеза этилена в Системе 2 не происходит. Этилена синтезируется даже больше, чем нужно для автокатализа и для индукции генов, кодирующих поспевание плодов; однако, этот процесс не нуждается в каком-либо механизме инактивации, потому что избыток этилена легко диффундирует из ткани.

Функционирование Системы 2 поддерживается продолжающейся конститутивной экспрессией генов АЦК-синтаз *ACS1* и *ACS3* и усиливается вследствие дальнейшей индукции этиленом экспрессии генов двух других АЦК-синтаз *ACS2* и *ACS4* (22, Nakatsuka et al., 1998). Активация этих двух ферментов обеспечивает бурное выделение этилена в Системе 2 (Klee, Clark, 2004; Pech et al., 2012). Считывание гена *ACS3* прекращается до этапа покраснения плодов. Оба гена АЦК-оксидаз (не только *ACO1*, но и *ACO4*) в Системе 2 индуцируются этиленом, что в целом поддерживает активный синтез этилена.

Во-вторых, Система 2 характеризуется интенсификацией экспрессии генов рецепторов этилена. В 20 раз возрастает экспрессия гена *ERS1* (*NR*) в ответ на всплеск уровня этилена; резко усиливается также в начале поспевания экспрессия генов рецепторов *ETR4* и *ETR5* (особенно *ETR4*) на фоне продолжающейся конститутивной экспрессии генов *ETR1* и *ETR2* (Klee, Clark, 2004). Когда образование этилена максимально, синтез рецепторов тоже максимален, что приводит к быстрой передаче сигнала на этилен-индуцируемые гены. Из элементов сигнальной системы только экспрессия гена *CTR* усиливается под действием этилена (Klee, Clark, 2004). Остальные компоненты сигнальной системы синтезируются с постоянной скоростью. EIL факторы транскрипции активируют экспрессию двух генов *ERF* (*ERF2* и *ERF3b*), из которых именно *ERF2* (ethylene-response factor) играет в Системе 2 заметную роль в индукции генов, отвечающих на усиление синтеза этилена (Pech et al., 2012). Удаление отработавших белков сигнальной системы осуществляется по убиквитин-протеасомному пути; такая деградация описана для трех рецепторов этилена после связывания ими этилена и для *EIN3* белка (Klee, Giovannoni, 2011).

Сопоставление Системы 1 и Системы 2 в отдельных компонентах было проведено на многих климактерических плодах, например, на сливах (Fernandez-Otero et al., 2006; Fernandez-Otero et al., 2007) и персиках (Pech et al., 2012), и в целом соответствует представлениям, разработанным на плодах томатов, хотя видовые отличия также обнаружены (Pech et al., 2012).

Недавно обнаружены несколько факторов транскрипции, которые также участвуют в регуляции поспевания плодов, действуя на этапе, предшествующем действию этилена (Klee, Giovannoni, 2011; Pech et al., 2012). Они описываются как некие факторы развития (developmental factors), кодируемые МАДС-боксом генами развития (Seymour et al., 2013).

Главным среди них считают фактор транскрипции RIN (Manning et al., 2006), который может связываться с промоторами генов других факторов транскрипции. Сейчас известно, что RIN вызывает экспрессию генов синтеза АЦК (*ACS2* и *ACS4*), генов, ответственных за размягчение клеточных оболочек (полигалактуроназы, галактаназы и экспансины), за приобретение плодами аромата (липоксигеназы, алкагольдегидрогеназы и гидропероксидлиазы) и спелого оттенка (фитоенсинтазы) (Seymour et al., 2013). Кроме того, RIN участвует в подавлении экспрессии большинства генов *ARF* (Kumar et al., 2011).

Исследование действия этилена на транскрипцию различных генов в спеющих плодах персика показало, что этилен усиливает транскрипцию 67 генов и репрессирует транскрипцию 44 генов (Trainotti et al., 2007). Наряду с этиленом обнаружено действие и другого индуктора транскрипции – ауксина (нафтилуксусной кислоты), который вызывает экспрессию 8 генов и репрессирует экспрессию 12 генов. Совместно оба гормона усиливают экспрессию еще 35 генов и подавляют экспрессию 36 генов. Известно также, что после завершения созревания в плодах томата происходит изменение пути биосинтеза ИУК (Epstein et al., 2002). Поэтому встает вопрос о роли ауксинов (отдельно и в связи с этиленом) в достижении плодами спелости.

На рис. 4в показана схема возможных взаимодействий путей регуляции этилена и ауксина на основании изучения спеющих плодов персика (Trainotti et al., 2007). Следует отметить, что в отличие от большинства плодов, у которых содержание ауксина падает к началу поспевания, в плодах персика синтез ауксинов в перикарпе наблюдается через 100 дней после опыления и совпадает с климактерическим состоянием плода и интен-

сивным образованием этилена (Trainotti et al., 2007).

Этилен индуцирует экспрессию гена АЦК-оксидазы и гена рецептора этилена *ETR2*, но гены АЦК-синтазы и другого рецептора этилена из группы *ETR2*, синтезируемого при размягчении плода, индуцируются только ауксином. Таким образом, оба гормона участвуют в регуляции этиленового пути.

В свою очередь ауксины индуцируют не только свой биосинтез через индукцию гена триптофан-синтазы  $\beta$ , но и образование двух компонентов своей сигнальной системы Аук/IAA. Этилен несколько усиливает экспрессию следующего элемента сигнальной системы ауксина – ARF (auxin-response factor) и, кроме того, индуцирует синтез белка PIN, необходимого для полярного транспорта ауксина.

Этилен и ауксин не только влияют на регуляторные пути друг друга, но и могут совместно регулировать экспрессию ряда генов: двух генов, кодирующих рецептор ауксина *TIR1*, один из которых экспрессируется в зрелых плодах, а другой при переходе к спелости; четырех генов *Aux/IAA* и трех генов *ARF*, относящихся к сигнальной системе ауксинов. Кроме того, оба гормона совместно могут репрессировать гены двух рецепторов ауксина, двух *Aux/IAA* и двух *ARF* сигнальных факторов (на схеме не указаны) (Trainotti et al., 2007).

Следует добавить, что несколько генов оказались нечувствительными и к этилену и к ауксину. К ним относятся ген индол-3-глицерофосфат-синтазы, участвующей в синтезе ауксина, ген рецептора этилена *ETR1* и ген одного *ARF*.

Таким образом, становится понятным, что в поспевании плодов участвует сложная взаимодействующая система регуляции двумя фитогормонами – этиленом и ауксином, обеспечивающая гарантированное доведение плодов до спелого состояния и распространение семян.

Процессы, приводящие к размягчению плодов, подробно описаны Шаровой (2004). В клеточных стенках мякоти плодов сохраняется соотношение пектина, гемицеллюлоз и целлюлозы, но меняются их структура и состояние. Большую роль в этих превращениях играет функционирование ферментов, синтез которых был индуцирован в спеющих плодах этиленом. Самым сильным преобразованием подвергаются пектины. Они солибилизируются с помощью  $\beta$ -галактозидазы,  $\alpha$ -арабинозидазы и  $\beta$ -галактаназы, деэтерифицируются под действием пектинметилэстеразы и гидролизуются пекатлиазой и полигалактурона-

зами. Гемицеллюлозы ксилоглюканы подвергаются деполимеризации, в которой принимают участие эндо-1,4-β-глюканаза и эндо-1,4-β-маннаназа. Особая роль принадлежит этилен-индуцируемому синтезу экспансинов – белков, ослабляющих водородные связи между молекулами ксилоглюканов и микрофибриллами целлюлозы, что приводит к нарушению жесткой структуры в плодах.

Приобретением аромата спелые плоды обязаны функционированию ряда этилен-индуцируемых ферментов. В поспевающих плодах томата синтез 14 летучих соединений, определяющих запах плодов, приурочен к полной спелости (Klee, Giovannoni, 2011); этилен индуцирует экспрессию гена, кодирующего окислительное дезаминирование ароматических аминокислот, что приводит к синтезу ряда ароматических компонентов из фенилаланина. Приобретением аромата спелые плоды яблони обязаны активности этилен-индуцируемых липооксигеназы, осуществляющей синтез гексаналя и гексеналя, и алкоголь-ацилтрансферазы (Жу и др., 2005). В плодах дыни этилен регулирует синтез летучих ароматических эфиров (Pech et al., 2012).

Яркая окраска плодов достигается благодаря этилен-индуцируемому синтезу ферментов, участвующих в биосинтезе антоцианов, а также каротиноидов (фитоинсинтазы и ликопин-β-циклазы) (Marty et al., 2005; Klee, Giovannoni, 2011).

### РЕГУЛЯЦИЯ ПОСПЕВАНИЯ НЕКЛИМАКТЕРИЧЕСКИХ ПЛОДОВ

Гормональная регуляция неклиматических плодов изучена гораздо слабее и до сих пор нет четкого представления, как она осуществляется. Единственным известным фитогормоном, который непосредственно стимулирует поспевание плодов земляники, является АБК (Jia et al., 2011). Белеющие зрелые плоды, обработанные АБК в концентрации 0.5 мкМ, за неделю превращаются в темнокрасные плоды, тогда как необработанные плоды за этот срок даже не успевают порозоветь. В плодах происходит экспрессия гена, кодирующего синтез диоксигеназы 9-*cis*-эпоксикаротиноидов, катализирующей синтез ксантоксина – предшественника АБК, что приводит к резкому возрастанию содержания АБК; кроме того, в плодах земляники идентифицирован рецептор АБК PYR1 (Chai et al., 2011).

Обработка этиленом не влияет ни на созревание, ни на поспевание плодов земляники. В отличие от климактерических плодов, этилен нельзя считать триггером этих процессов (Pech et al.,

2012), так как экспрессия большинства генов при поспевании не зависит от этилена.

Выделение этилена очень слабое (рис. 3) и оно несколько усиливается только при покраснении плодов и сопровождается синтезом трех рецепторов этилена. В них функционирует только Система 1 регуляции синтеза этилена, причем в редуцированной форме (рис. 4г) (Trainotti et al., 2005). Этилен индуцирует экспрессию гена только одной АЦК-оксидазы и одного рецептора этилена.

В результате работы Системы 1 происходит этилен-индуцируемый синтез двух ферментов – пектатлиазы и β-глюканазы, принимающих участие в размягчении плодов. По сравнению с климактерическими плодами, роль этилена здесь незначительна. В плодах винограда этилен стимулирует биосинтез антоцианов и транскрипцию гена алкогольдегидрогеназы – фермента, участвующего в синтезе ароматических веществ, а в плодах цитрусовых стимулирует экспрессию гена хлорофиллазы, что вызывает потерю зеленой окраски (Pech et al., 2012).

Ауксины стимулируют рост и созревание плодов земляники, но затем белые плоды начинают опадать (Liu et al., 2011), несмотря на то, что при созревании ауксин усиливал экспрессию гена АЦК-оксидазы *ACO1* и генов *Aux/IAA*. В спеющих плодах происходит снижение уровня эндогенного ауксина, что приводит к дерепрессии генов эндо-β-глюканазы, пектатлиазы и пектинметилэстеразы, а также ферментов, участвующих в превращениях флавоноидов (пигментация плодов) и синтезе ароматических веществ (Harpster et al., 1998), но более подробно эти процессы не изучены. Гены экспансинов, и полигалактуроназы индуцируются в плодах земляники независимо от ауксинов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные представления о гормональной регуляции плодоношения ограничены рамками обзора и охватывают современный уровень знаний по этой проблеме.

Понятно, что проблема гормональной регуляции – лишь одна из сторон нашего понимания физиологии развития плодов. Однако, даже приведенные работы по протеомике (Vriezen et al., 2008; Bonghi et al., 2011) позволяют заинтересованному читателю найти изменения в наборе отдельных или функционально связанных групп белков по мере развития плода и понять, как изменяется экспрессия генов, определяющих направленность метаболизма на каждом этапе.

Что касается изложения самой гормональной регуляции, то в обзоре отражены достижения, позволившие с помощью современных методов развить классические представления о том, что начальные этапы развития плодов регулируются ауксинами и гиббереллинами, а достижение спелости — этиленом. В последние годы показана гормональная природа активации считывания генетической программы в оплодотворенной семяпочке; конкретизирована ведущая роль ауксинов в синтезе гиббереллинов в семяпочке в первые часы после оплодотворения и позднее уже в перикарпе, когда начинается рост плода. В растущем плоде гиббереллины подавляют экспрессию генов, связанных с биосинтезом АБК и этилена, но стимулируют экспрессию генов, связанных с делением и растяжением клеток перикарпа. Получены первые данные о функционировании путей передачи сигнала от рецепторов гормонов к генам-мишеням на разных этапах развития плода.

Наибольший прогресс достигнут в отношении этилена, его синтеза, рецепции и передачи сигнала в ядро к этилен-индуцируемыми генам. Успехи в изучении этилена вызвали интерес к его взаимодействию с другими гормонами, что к настоящему времени частично реализовалось в отношении ауксинов. Тем не менее ясно, что до полного понимания регуляции плодоношения еще далеко. В перспективе гормональная регуляция на каждом этапе развития плодов будет охватывать гораздо более сложную картину взаимодействия всех участвующих гормонов с так называемыми факторами развития (Pech et al., 2012, Seymour et al., 2013), роль которых пока еще неясна.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 11-04-01139) и Программы Президиума РАН по молекулярной и клеточной биологии. Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н. Г.В. Новиковой за интерес к теме и полезное обсуждение.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жу Х.Л., Жу Б.Ц., Фу Д.Ц. и др. Роль этилена в биосинтезе летучих соединений, придающих аромат спевающим плодам // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 776–780.
- Муса Х.Р., Салем А.А.К. Гамма-облучение индуцирует партенокарпию у растений арбуза разных сортов // Физиология растений. 2010. Т. 57. С. 615–622.
- Шарова Е.И. Клеточная стенка растений. 2004. Спб.: Санкт-Петербургский Гос. Университет. 154 с.
- Alexander L., Grierson D. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening // J. Exper. Bot. 2002. V. 53. P. 2039–2055.
- Bonghi C., Trainotti L., Botton A. et al. A microarray approach to identify genes involved in seed – pericarp cross-talk and development in peach // BMC Plant Biol. 2011. V. 11. P. 107–121.
- Chai Y.M., Jia H.F., Li C.L. et al. FaPYR1 is involved in strawberry fruit ripening // J. Exper. Bot. 2011. V. 62. P. 5079–5089.
- de Jong M., Mariani C., Vriezen H. The role of auxin and gibberellin in tomato fruit set // J. Exper. Bot. 2009. V. 60. P. 1523–1532.
- Dorcey E., Urbez C., Blazquez M.A. et al. Fertilization-dependent auxin response in ovules triggers fruit development through the modulation of gibberellin metabolism in Arabidopsis // Plant J. 2009. V.58. P. 318–332.
- Emery R.J.N., Ma Q., Atkins C.A. The forms and sources of cytokinins in developing white lupine seeds and fruits // Plant Physiol. 2000. V. 123. P. 1593–1604.
- Epstein E., Cohen J.D., Solvin J.P. The biosynthetic pathway for indole-3-acetic acid changes during tomato fruit development // Plant Growth Regul. 2002. V. 38. P. 15–20.
- Fernandez-Otero C., Matilla A.J., Rasori A. et al. Regulation of ethylene biosynthesis in reproductive organs of damson plum (*Prunus domestica* L. subsp. *syriaca*) // Plant Sci. 2006. V. 171. P. 74–83.
- Fernandez-Otero C.I., de la Torre F., Iglesias R. et al. Stage- and tissue-expression of genes involved in the biosynthesis and signaling of ethylene in reproductive organs of damson plum (*Prunus domestica* L. subsp. *insititia*) // Plant Physiol. Biochem., 2007. V. 45. P. 199–208.
- Garcia-Martinez J.L., Santos C., Crocker S.J. et al. Identification, quantitation and distribution of gibberellins in fruits of *Pisum sativum* L., cv. Alaska during pod development // Planta. 1991. V. 184. P. 53–60.
- Goetz M., Hooper L.C., Johnson S.D. et al. Expression of aberrant forms of ARF8 stimulates parthenocarp in Arabidopsis and tomato // Plant Physiol. 2007. V. 145. P. 351–366.
- Harpster M.H., Brummel D.A., Dunsmuir P. Expression analysis of a ripening-specific, auxin-repressed endo-1,4-beta-glucanase gene in strawberry // Plant Physiol. 1998. V. 118. P. 1307–1316.
- Hays D.B., Yeung E.C., Pharis R.P. The role of gibberellins in embryo axis development // J. Exper. Bot. 2002. V. 53. № 375. P. 1747–1751.
- Janetta P.P.M., Laarhoven L.-J., Medina-Escobar N. et al. Ethylene and carbon dioxide production by developing strawberries show a correlative pattern that is indicative of ripening climacteric fruit // Physiol. Plant. 2006. V. 127. P. 247–259.
- Jia H.-F., Chai Y.-M., Li C.-L. et al. Abscisic acid plays an important role in the regulation of strawberry fruit ripening // Plant Physiol. 2011. V. 157. P. 188–199.

- Jiang Y., Fu J.* Ethylene regulation of fruit ripening: molecular aspects // *Plant Growth Regul.* 2000. V. 30. P. 193–200.
- Johnstone M.M.G., Reinecke D.M., Ozga J.A.* The auxins, IAA and 4-Cl-IAA differentially modify gibberellin action via ethylene response in developing pea fruits // *J. Plant Growth Regul.* 2005. V. 24. P. 214–225.
- Klee H.J., Clark D.G.* Ethylene signal transduction in fruit and flowers / *Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action.* Ed. by P.J. Davies. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2004. P. 369–390.
- Klee H.J., Giovannoni J.J.* Genetics and control of tomato fruit ripening and quality attributes // *Ann. Rev. Genet.* 2011. V. 45. P. 41–59.
- Kumar R., Tyagi A.K., Sharma A.K.* Genome-wide analysis of auxin response factor (*ARF*) gene family from tomato and analysis of their role in flower and fruit development // *Mol. Genet. Genomics.* 2011. V. 285. P. 245–260.
- Lemaire-Chamley M., Petit G., Garcia V. et al.* Changes in transcriptional profiles are associated with early fruit tissue specialization in tomato // *Plant Physiol.* 2005. V. 139. P. 750–769.
- Liu D.-J., Chen J.-Y., Lu W.-J.* Expression and regulation of the early auxin-responsive Aux/IAA genes during strawberry fruit development // *Mol. Biol. Rep.* 2011. V. 38. P. 1187–1192.
- Manning K., Tor M., Poole M. et al.* A naturally occurring epigenetic mutation in a gene encoding an SBP-box transcription factor inhibits tomato fruit ripening // *Nat. Genet.* 2006. V. 38. P. 948–952.
- Mapelli S.C., Frova C., Torti G. et al.* Relationship between set, development and activities of growth regulators in tomato fruits // *Plant Cell Physiol.* 1978. V. 19. P. 1281–1288.
- Marti E., Orzaez D., Ellul P. et al.* Silencing of *DELLA* induces facultative parthenocarpy in tomato fruits // *Plant J.* 2007. V. 52. P. 865–876.
- Marty I., Bureau S., Sarkissian S. et al.* Ethylene regulation of carotenoid accumulation and carotenogenic gene expression in color-contrasted apricot varieties (*Prunus armeniaca*) // *J. Exper. Bot.* 2005. V. 56. P. 1877–1886.
- Nakatsuka A., Murachi S., Okunishi H. et al.* Differential expression and internal feedback regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase, and ethylene receptor genes in tomato fruit during development and ripening // *Plant Physiol.* 1998. V. 118. P. 1295–1305.
- Ozga J.A., Reinecke D.M., Ayele B.T. et al.* Developmental and hormonal regulation of gibberellin biosynthesis and catabolism in pea fruit // *Plant Physiol.* 2009. V. 150. P. 448–462.
- Pech J.-C., Purgatto E., Bouzayen M. et al.* Ethylene and fruit ripening // *Ann. Plant Rev.* 2012. V. 44. P. 275–304.
- Rieu I., Ericksson S., Powers S.J. et al.* Genetic analysis reveals that C19 GA2-oxidation is a major gibberellin inactivation pathway in Arabidopsis // *Plant Cell.* 2008. V. 20. P. 2420–2436.
- Schaffer R.J., Ireland H.S., Ross J.J. et al.* Sepallata1/2-suppressed mature apples have low ethylene, high auxin and reduced transcription of ripening-related genes // *AoB PLANTS.* 2012. 5 : pls047; doi: 10.1093/aobpla/pls047
- Schakeel S.N., Wang X., Binder B.M. et al.* Mechanisms of signal transduction by ethylene: overlapping and non-overlapping signaling roles in a receptor family // *AoB PLANTS.* 2012. 5: plt010; doi:10.1093/aobpla/plt010
- Serrani J.C., Carrera E., Ruiz-Rivero O. et al.* Inhibition of auxin transport from ovary or from the apical shoot induces parthenocarpic fruit-set in tomato mediated by gibberellins // *Plant Physiol.* 2010. V. 153. P. 851–862.
- Serrani J.C., Ruiz-Rivero O., Fos M. et al.* Auxin-induced fruit-set in tomato is mediated in part by gibberellins // *Plant J.* 2008. V. 56. P. 922–934.
- Seymour G.B., Ostergaard L., Chapman N.H. et al.* Fruit development and ripening // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2013. V. 64. P. 219–241.
- Sjut V., Bangerth F.* Effect of pollination or treatment with growth regulators on levels of extractable hormones in tomato ovaries and young fruits // *Physiol. Plant.* 1981. V. 53. P. 76–78.
- Tang X., Woodson W.R.* Temporal and spatial expression of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase mRNA following pollination of immature and mature petunia flowers // *Plant Physiol.* 1996. V. 112. P. 503–511.
- Trainotti L., Pavanello A., Casadoro G.* Different ethylene receptors show an increased expression during the ripening of strawberries: does such an increment imply a role for ethylene in the ripening of these non-climacteric fruits? // *J. Exper. Bot.* 2005. V. 56. P. 2037–2046.
- Trainotti L., Taddeo A., Casadoro G.* The involvement of auxin in the ripening of climacteric fruits comes of age: the hormone plays a role of its own and has an intense interplay with ethylene in ripening peaches // *J. Exper. Bot.* 2007. V. 58. P. 3299–3308.
- Vriezen W.H., Feron R., Maretto F. et al.* Changes in tomato ovary transcriptome demonstrate complex hormonal regulation of fruit set // *New Phytol.* 2008. V. 177. P. 60–76.
- Wang H., Jones B., Li Z. et al.* The tomato Aux/IAA transcription factor is involved in fruit development and leaf morphogenesis // *Plant Cell.* 2005. V. 17. P. 2676–2692.

## Hormonal Regulation during Plant Fruit Development

N. V. Obroucheva

*Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Science, Botanicheskaya ul. 35, Moscow, 127276 Russia;  
e-mails: obroucheva@ippras.ru; n.obroucheva@mail.ru*

Received April 22, 2013; in final form June 3, 2013

**Abstract**—The modern concept of the hormonal regulation of fruit set, growth, maturation, and ripening is considered. Pollination and fertilization induce ovule activation by surmounting the blocking action of ethylene and ABA to be manifested in auxin accumulation. Active fruit growth by pericarp cell division and elongation is due to the syntheses of auxin in the developing seed and of gibberellins in the pericarp. In climacteric fleshy fruits, the maturation is controlled by ethylene via so-called System 1 combining the possibilities of autoinhibition and autocatalysis by ethylene of its own biosynthesis. Transition of tomato fruits from maturation to ripening is characterized by highly active synthesis of ethylene and its receptors due to the functioning of regulatory System 2 resulting in the up-regulation of much greater number of ethylene-inducible genes. In peach fruits, the hormonal regulation of ripening includes also an active auxin involvement in the ethylene biosynthesis, which is combined with the ethylene-induced expression of genes encoding both auxin biosynthesis and the response to auxin. Ethylene induces the expression of genes responsible for the fruit softening, its taste, color, and flavor. Nonclimacteric fleshy fruits produce very small amounts of ethylene; its evolution increases only by the very end of ripening and can be described by a reduced System 1. The ripening of non-climacteric fruits only weakly depends on ethylene but is stimulated by abscisic acid.

*Keywords:* fruit set, fruit growth, fruit maturation, fruit ripening, climacteric fruit, nonclimacteric fruit, gibberellins, auxins, ethylene, abscisic acid.