

Органеллы эукариотической клетки

- **Ядро** *содержит основную часть генома и является местом синтеза ДНК и РНК*
- **Эндоплазматический ретикулум** *место синтеза большинства липидов клетки, а также большинства белков, предназначенных для других органелл или секреции*
- **Аппарат Гольджи** *место сортировки и модификации белков и липидов, получаемых от эндоплазматического ретикулума*
- **Митохондрии** *энергетические станции клетки, основное место синтеза АТФ.*
- **Пероксисомы** *место многих окислительных процессов*
- **Лизосомы (для растительных клеток – литические вакуоли)** *место компартментации литических ферментов.*

Помимо этих органелл растительная клетка содержит

- **пластиды**
- **вакуоли.**

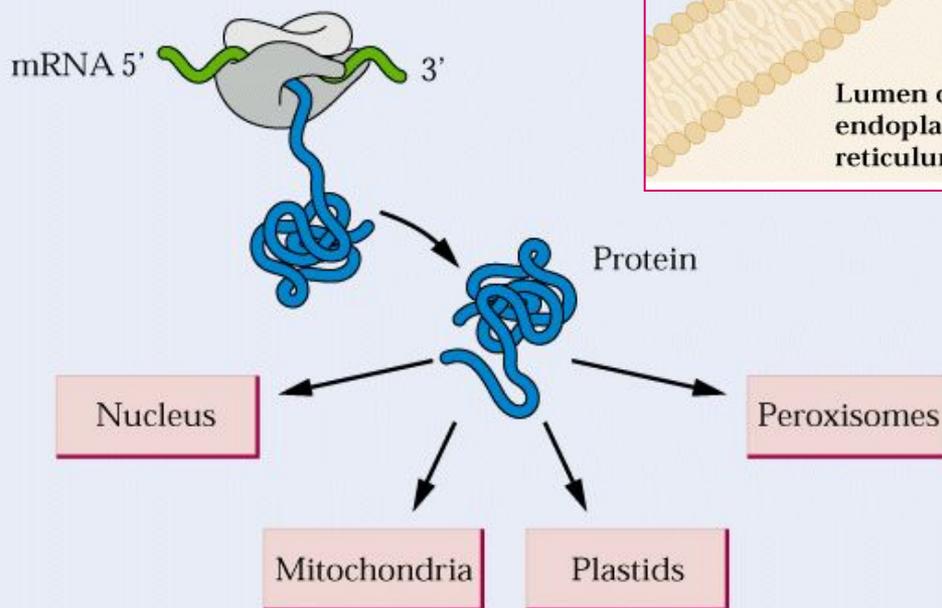
Классификация органелл

- **Ядро и цитозоль** *связаны между собой ядерными порами, являются топологически едиными, но выполняют разные функции*
- **Митохондрии**
- **Пластиды** *(только для растительной клетки)*
- **Пероксисомы**
- **Эндоплазматическая мембранная система клетки**
остальные мембранные органеллы – ЭР, аппарат Гольджи, вакуоли (только для растительных клеток), лизосомы (для животных клеток), транспортные везикулы.

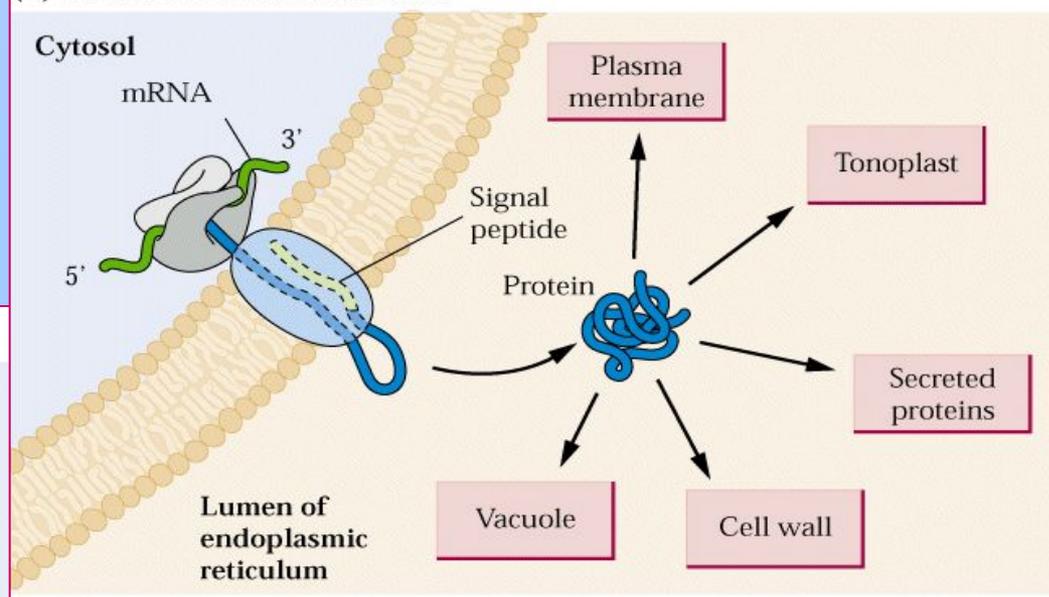
Два пути сортировки белков: цитоплазматический и секреторный

(A) Free ribosomes in cytosol

Cytosol



(B) Membrane-bound ribosomes



Сигналы сортировки белков в разные компартменты

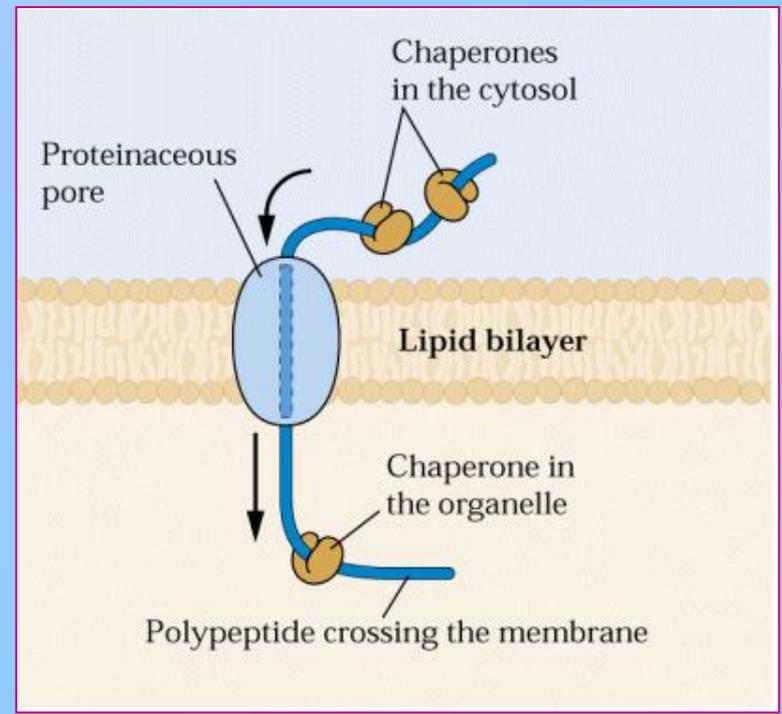
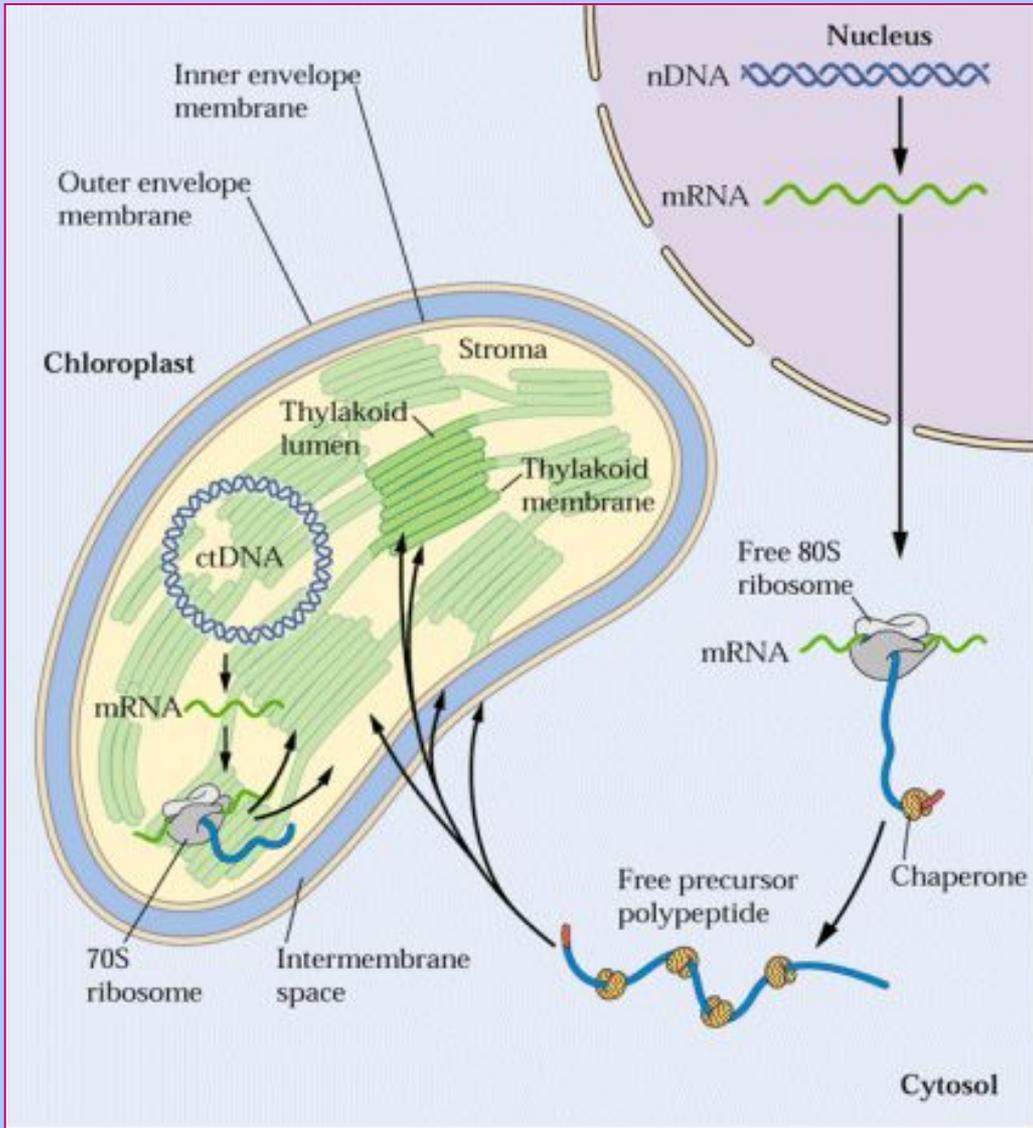


Б. Сигналы для сортировки белков

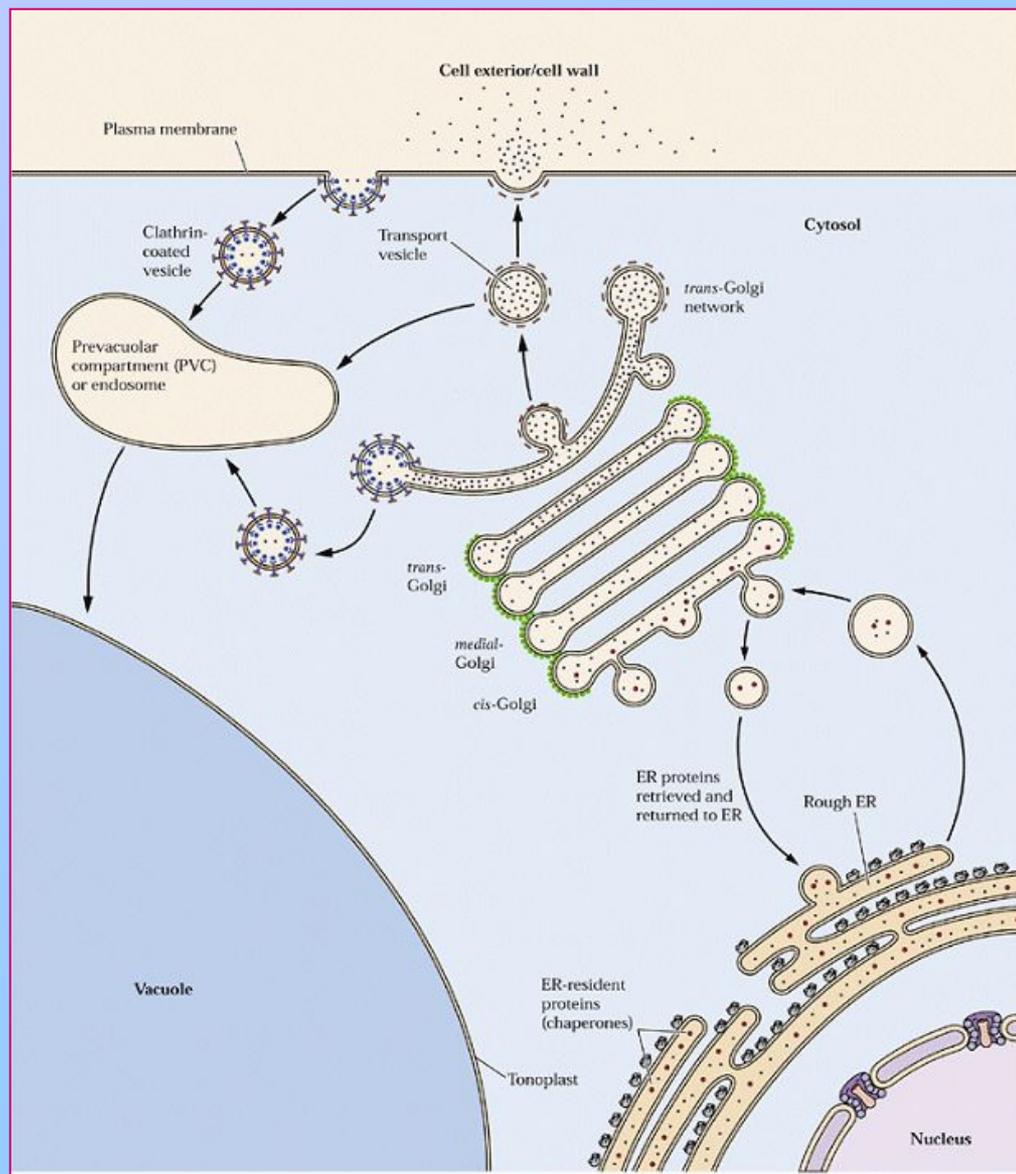
Сигнальные последовательности транспорта белков в растительной клетке

Целевая органелла	Сигнальная последовательность	Характеристика
Хлоропласты: строма	N-концевой лидерный пептид («стромальный»)	Последовательность из 40-50 аминокислот
Хлоропласты: люмен и мембраны тилакоидов	Два последовательных N-концевых лидерных пептида	Первый пептид - «стромальный», второй – «люменальный»
Митохондрии: матрикс	N-концевой пресиквенс	формирует положительно заряженную амфипатическую α -спираль.
Митохондрии: внутренняя мембрана, межмембранное пространство	Два последовательных N-концевых пресиквенса	Первый пресиквенс - как для белков матрикса, второй состоит из остатков гидрофобных аминокислот
Пероксисомы	Сигналы пероксисомальной локализации PTS1 и PTS2	PTS1 – C-концевой трипептид – Ser-Lys-Leu PTS2 локализован на N-конце.
Ядро	Сигналы ядерной локализации NLS. Не отщепляются после переноса белка в ядро	NLS типа 1: Pro-Lys-Lys-Lys-Arg-Lys. NLS типа 2: две последовательности, разделенные спейсером NLS типа 3: Lys-Ile-Pro-Ile-Lys
Сигнальный пептид секреторного пути	N-концевой лидерный пептид	10-15 остатков гидрофобных аминокислот, формирующих α -спираль.
ЭР	Сигнал локализации в ЭР	C-концевой тетрапептид KDEL (Lys-Asp-Glu-Leu)
Вакуоль.	Сигналы локализации в вакуолях: NTPP, CTPP, внутрибелковый сигнал.	NTPP - N-концевой сигнал: Asn-Pro-Ile-Arg CTPP – C-концевой сигнал.

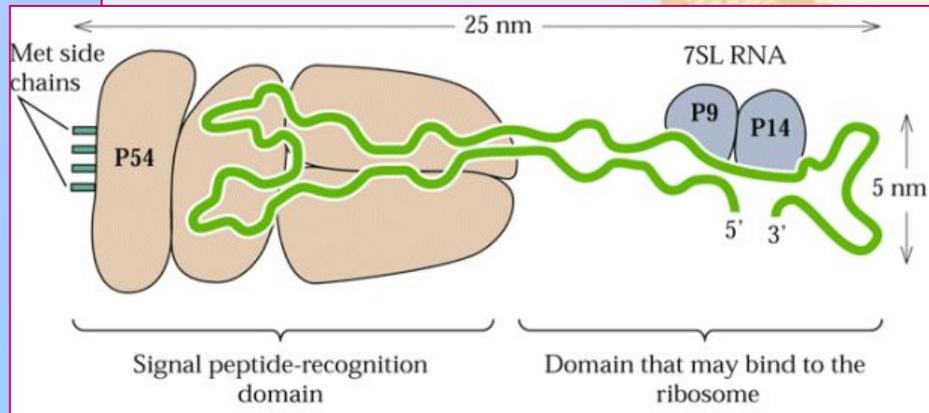
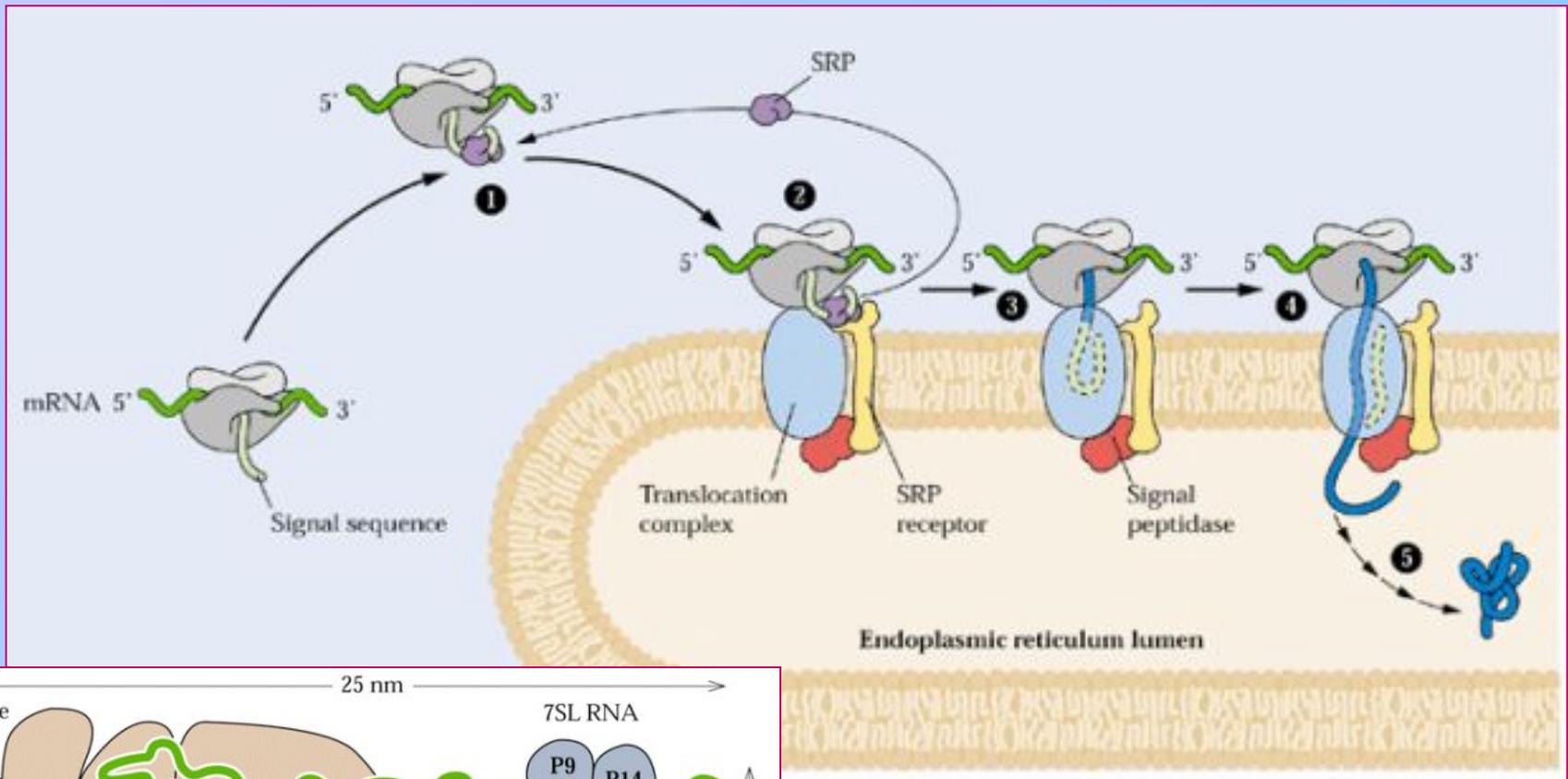
Транспорт ядерно-кодируемых белков в хлоропласт



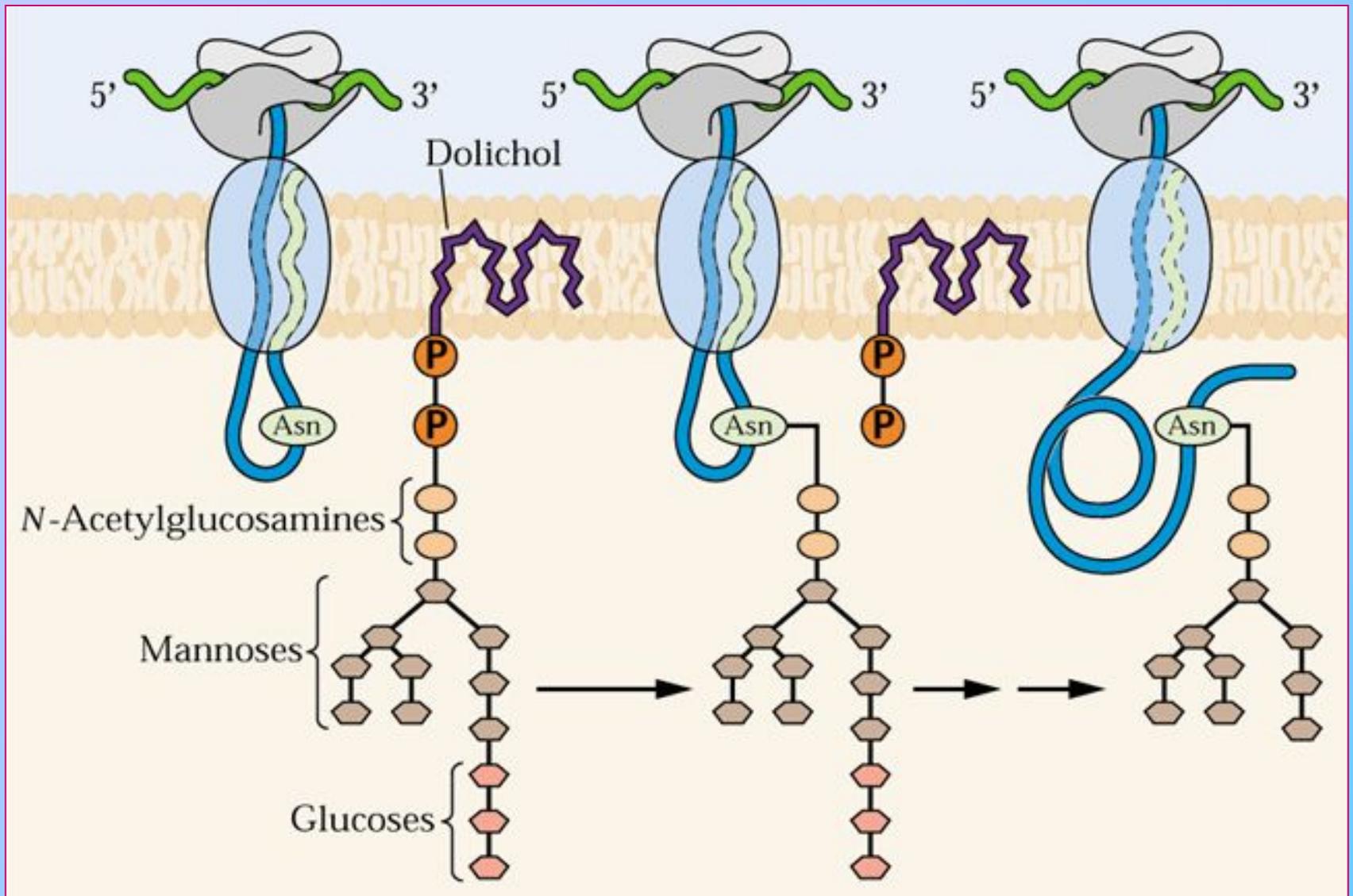
Секреторный путь транспорта белков: общая схема



Секреторный путь транспорта белков: транспорт в ЭР



Секреторный путь транспорта белков: гликозилирование в ЭР



Клеточная стенка – это не «деревянная тюрьма» для несчастной клетки...

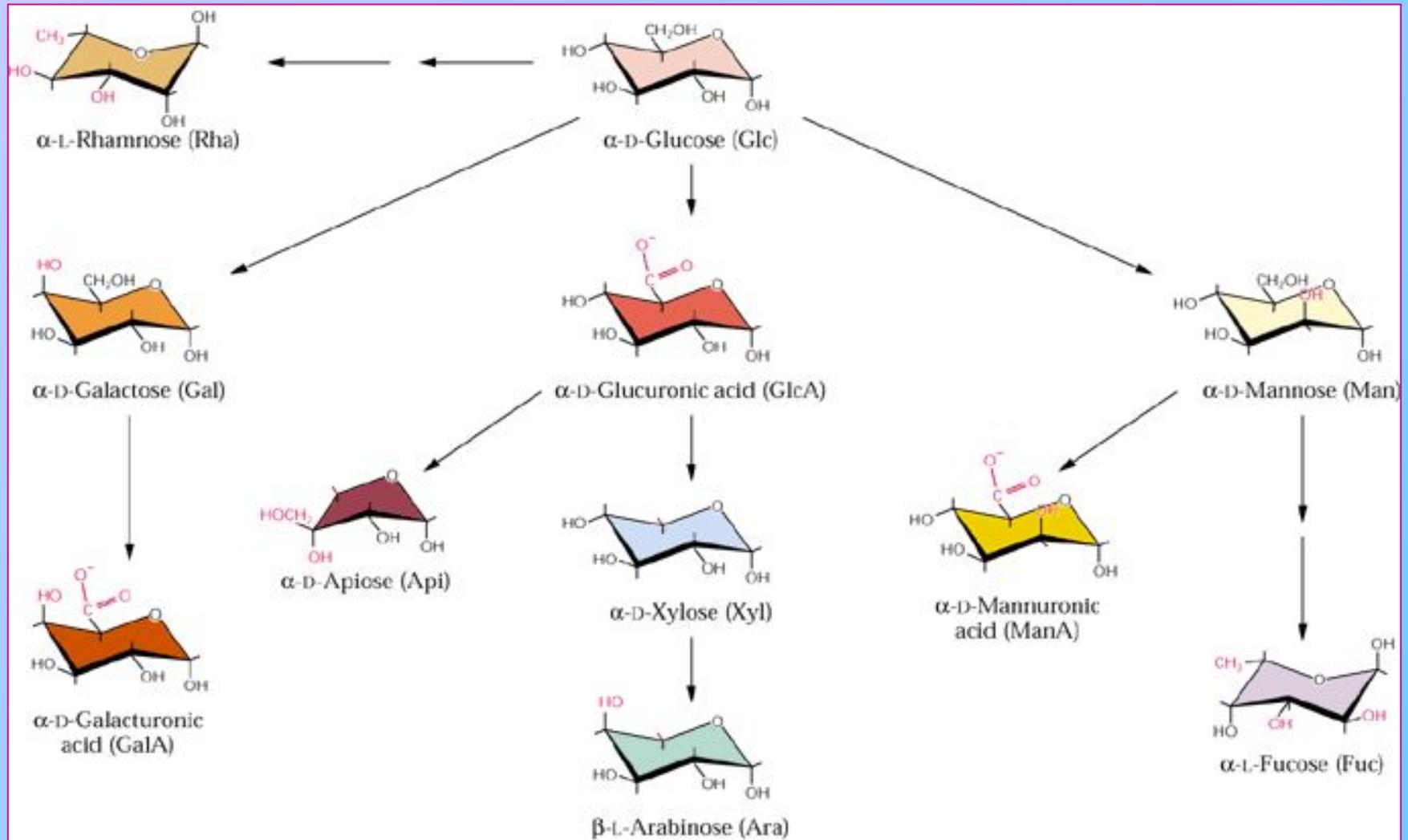
С помощью клеточной стеки клетка решает массу своих проблем:

- создание формы – внешний каркас
- водный баланс
- рост растяжением
- защита
- транспорт веществ
- сигнальные функции.

По современным представлениям, стенка растительной клетки – функциональная структура, тонко организованный сложный комплекс разнообразных полисахаридов, белков и ароматических веществ.

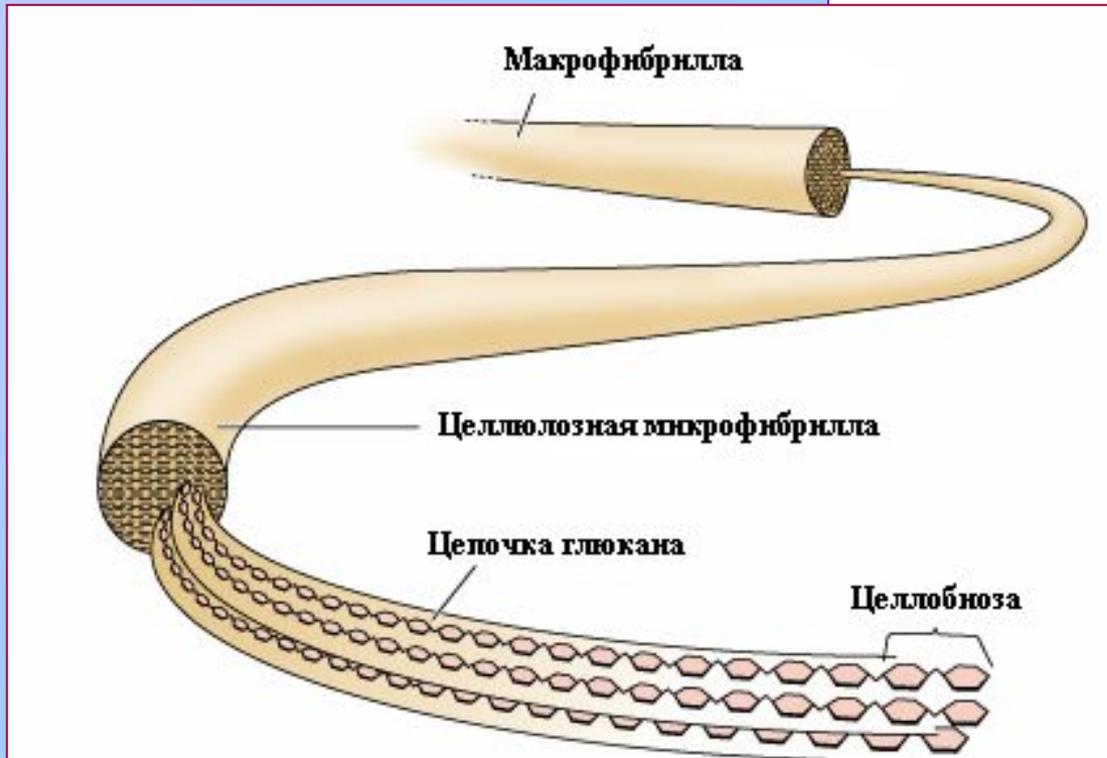
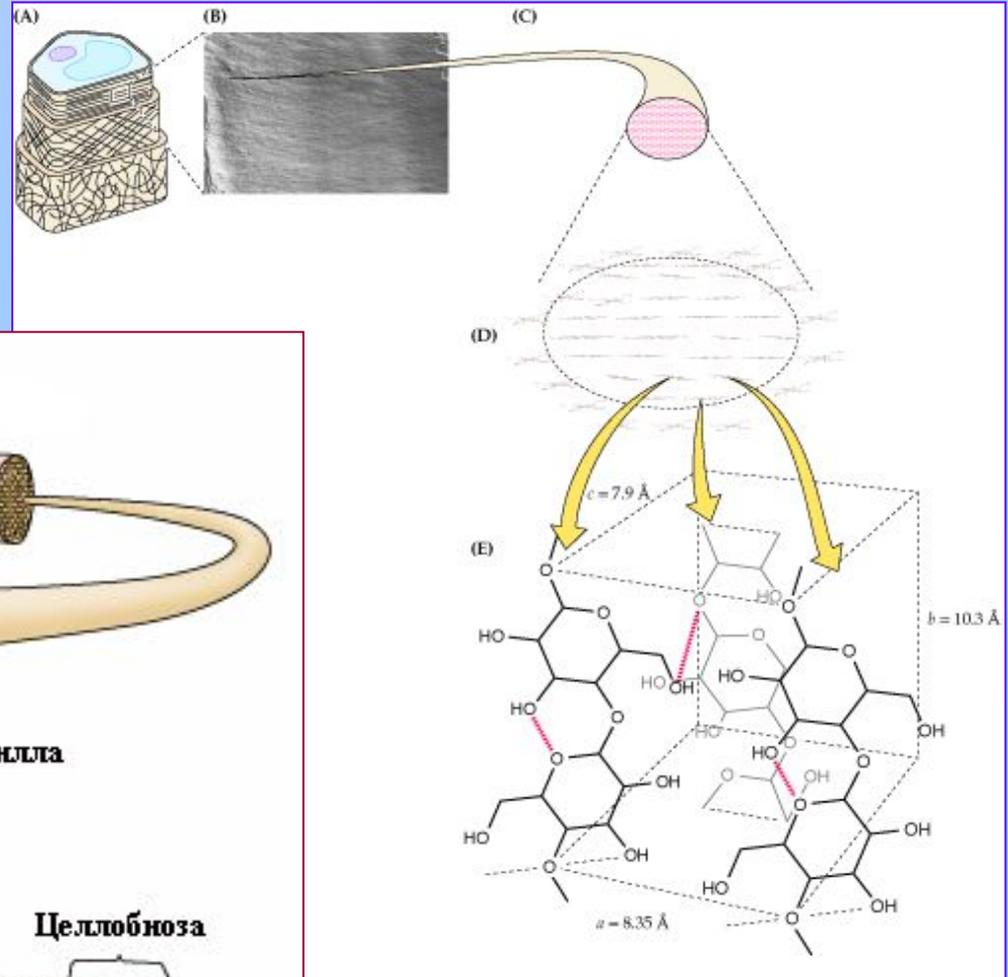
Часто представляет собой три взаимодействующих, но независимых сети полимеров.

Полисахариды клеточной стенки построены всего из 11 сахаров

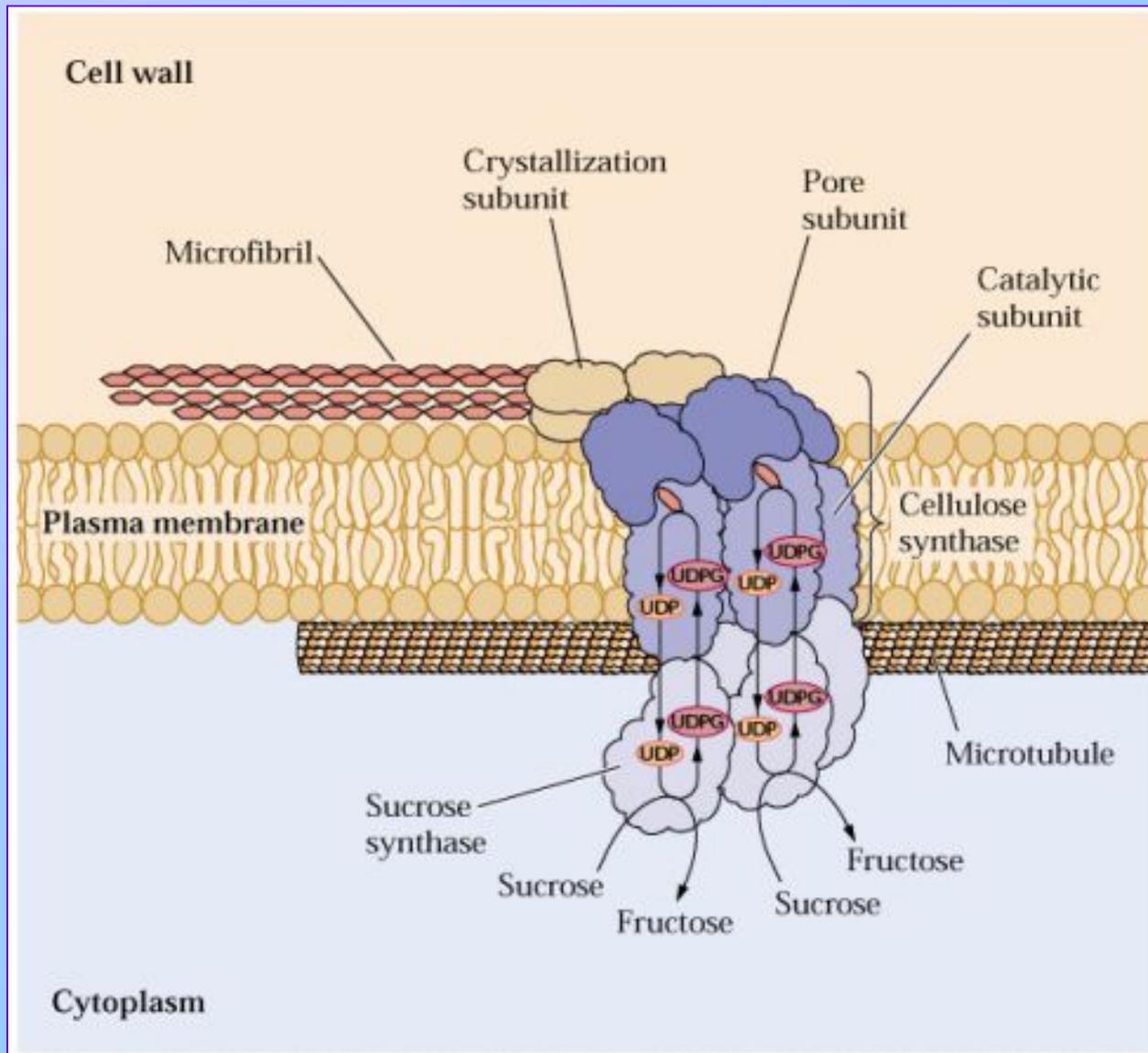


Строение микрофибрилл целлюлозы

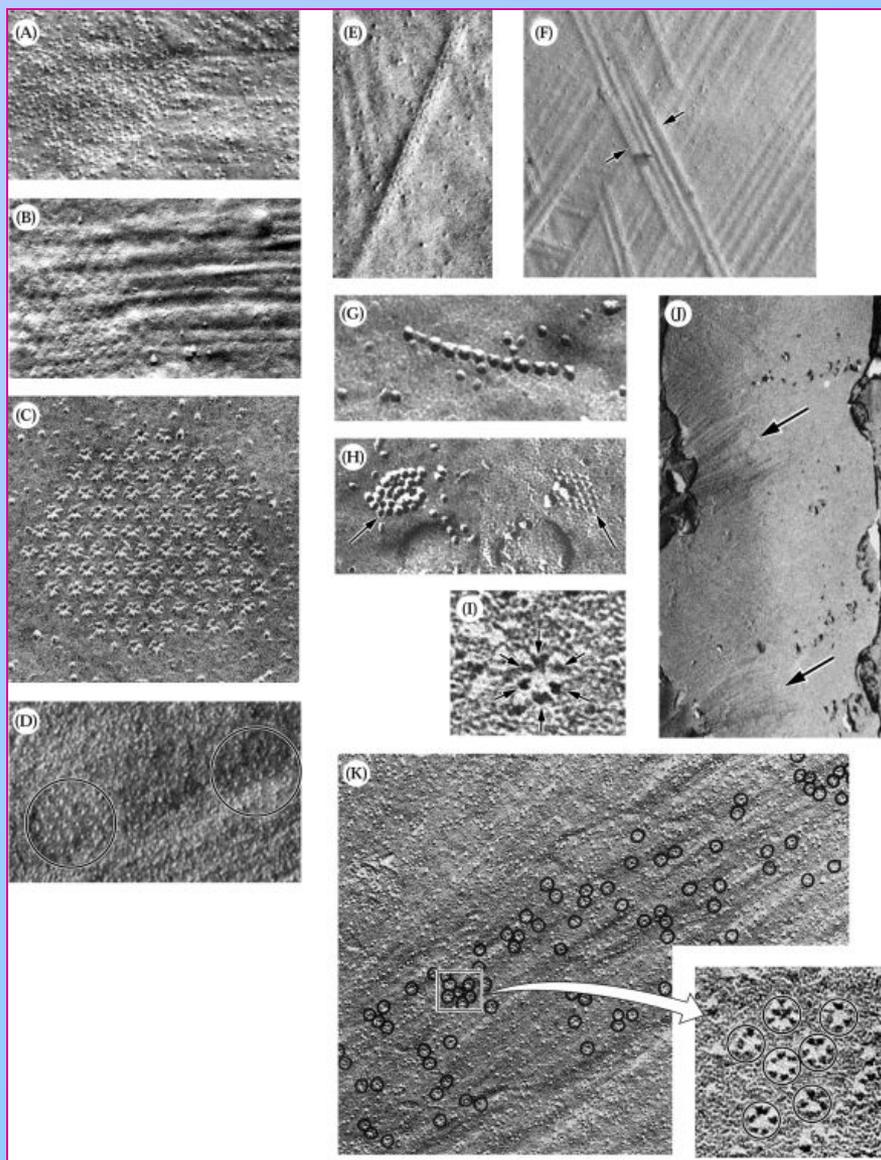
«Ядро» - ~50 цепочек целлюлозы, кристаллическая область, 3 x 5 нм.
Вокруг «ядра» - паракристаллическая область - еще ~50 цепочек, но рыхло и H₂O в целом ~4.5 x 8,5 нм



Строение целлюлозо-синтазы



Электронные фотографии КС с целлюлозо-синтазой



Сшивочные гликаны (cross-linking glycans)

**Ксилогликаны
(XyGs)**

**Глики со
смешанной
связью
(злаки)**

**Глюкуроно-
арабиноксиланы
(GAXs)**

Фуко-ХуGs

XXXG : XXFG

(двудольные,
некоммелиноидн.)

Арабино-ХуGs

AXGG, XAGG, AAGG

Пасленовые, мята

Коммелиноидные

Ara: O-3, GlcA: O-2

Некоммелин.

Ara, GlcA: O-2

Нерегулярные ХуGs

(коммелиноидные)

Обозначения:

G: Gl

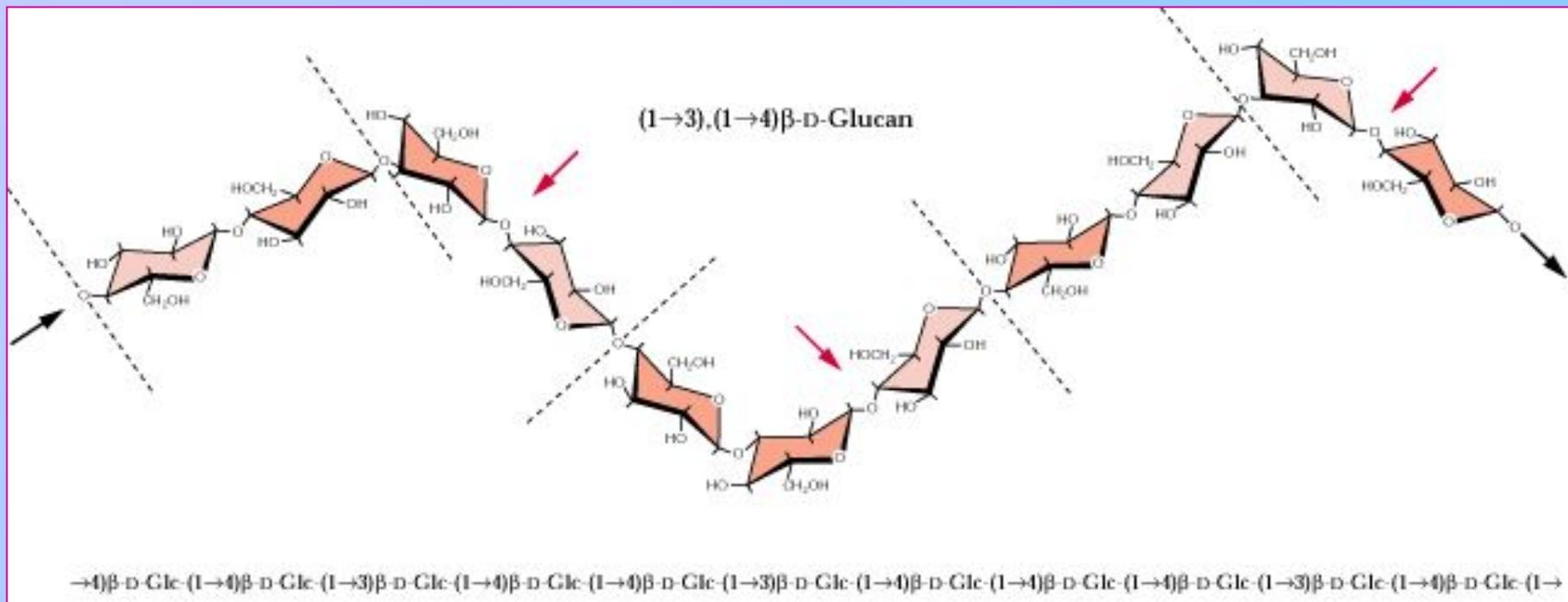
X: Gl-Xyl

L: Gl-Xyl-Gal

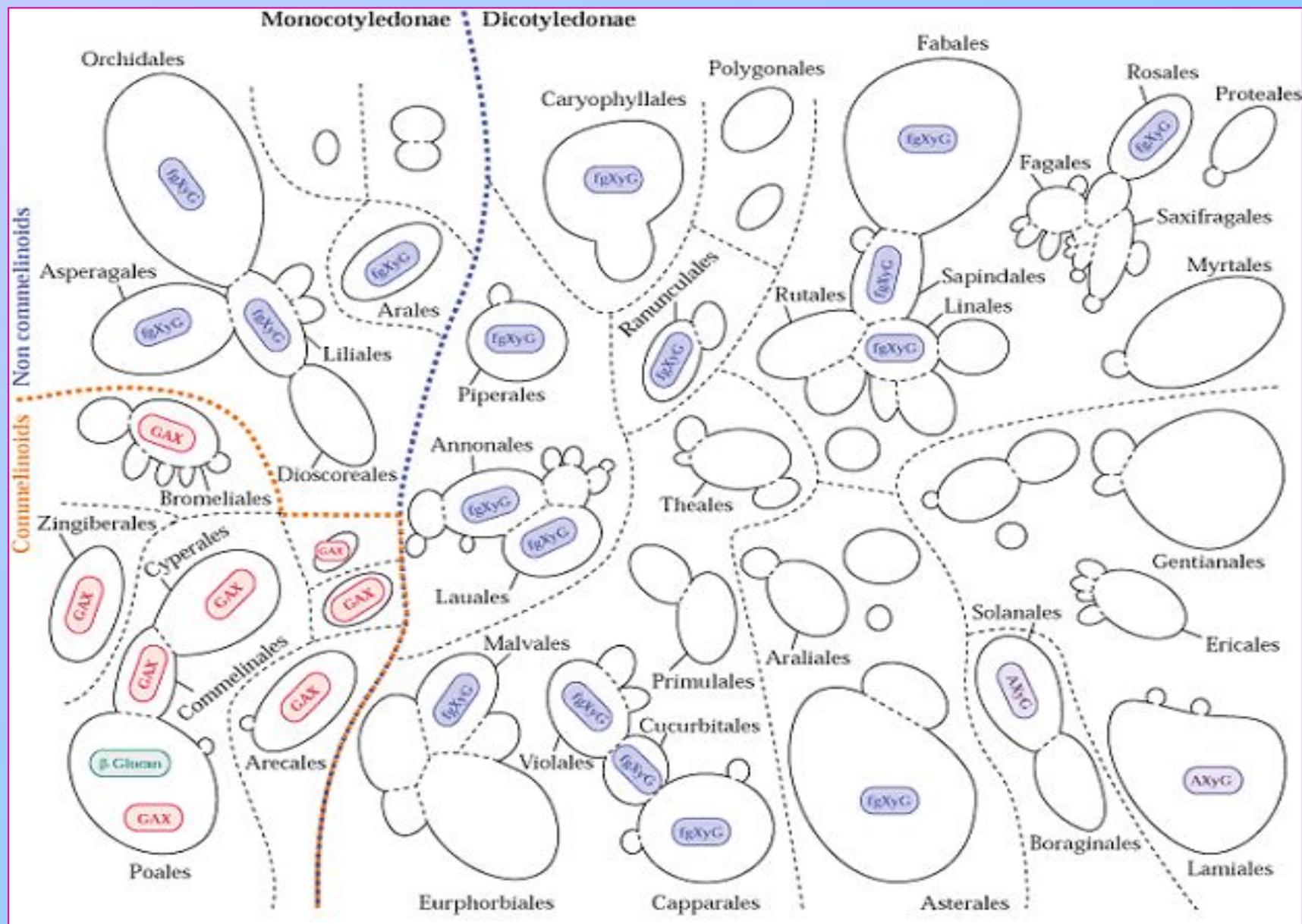
F: Gl-Xyl-Gal-Fuc

A: Gl-Xyl-Ara

Гемицеллюлозы: глюкан злаковых



Состав гемицеллюлоз у представителей разных таксонов



Пектины

Галактуронаны

Рамногалактуронаны

Гомогалактуронаны

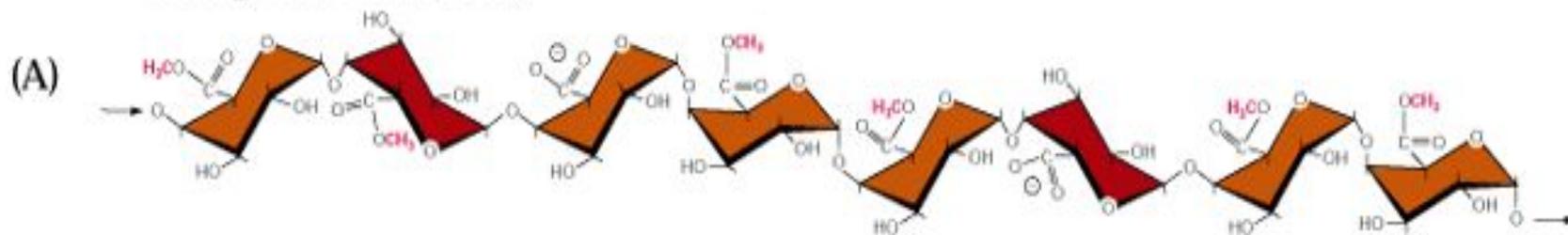
Ксилогалактуронаны

Рамногалактуронаны I

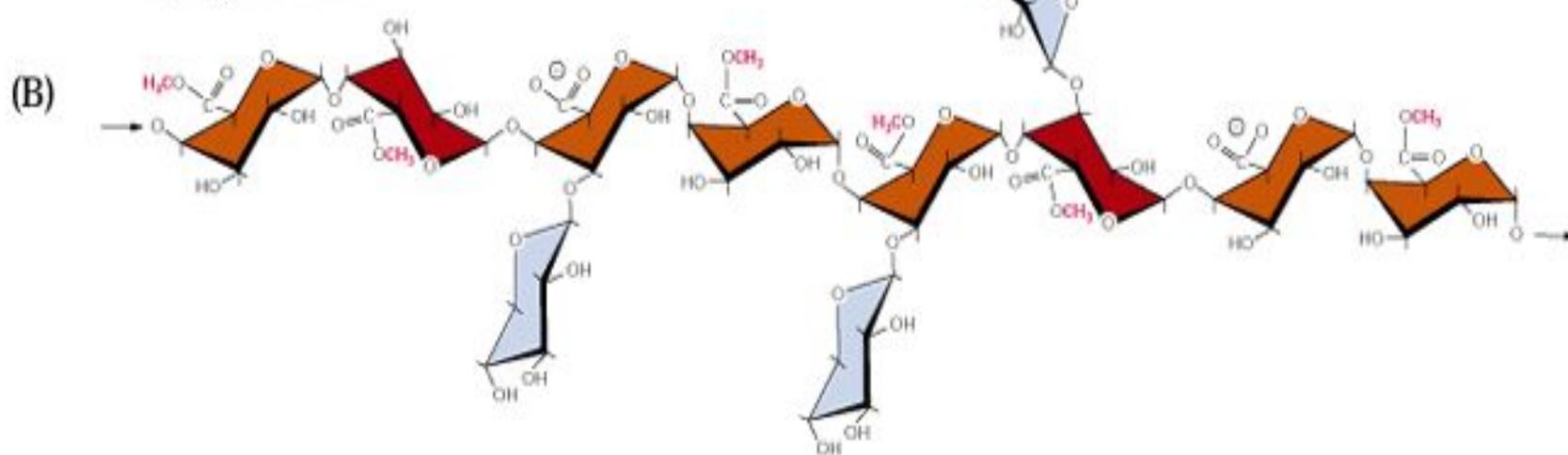
Рамногалактуронаны II

Пектины: галактоктуронаны (гомо- и ксило-галактуронаны)

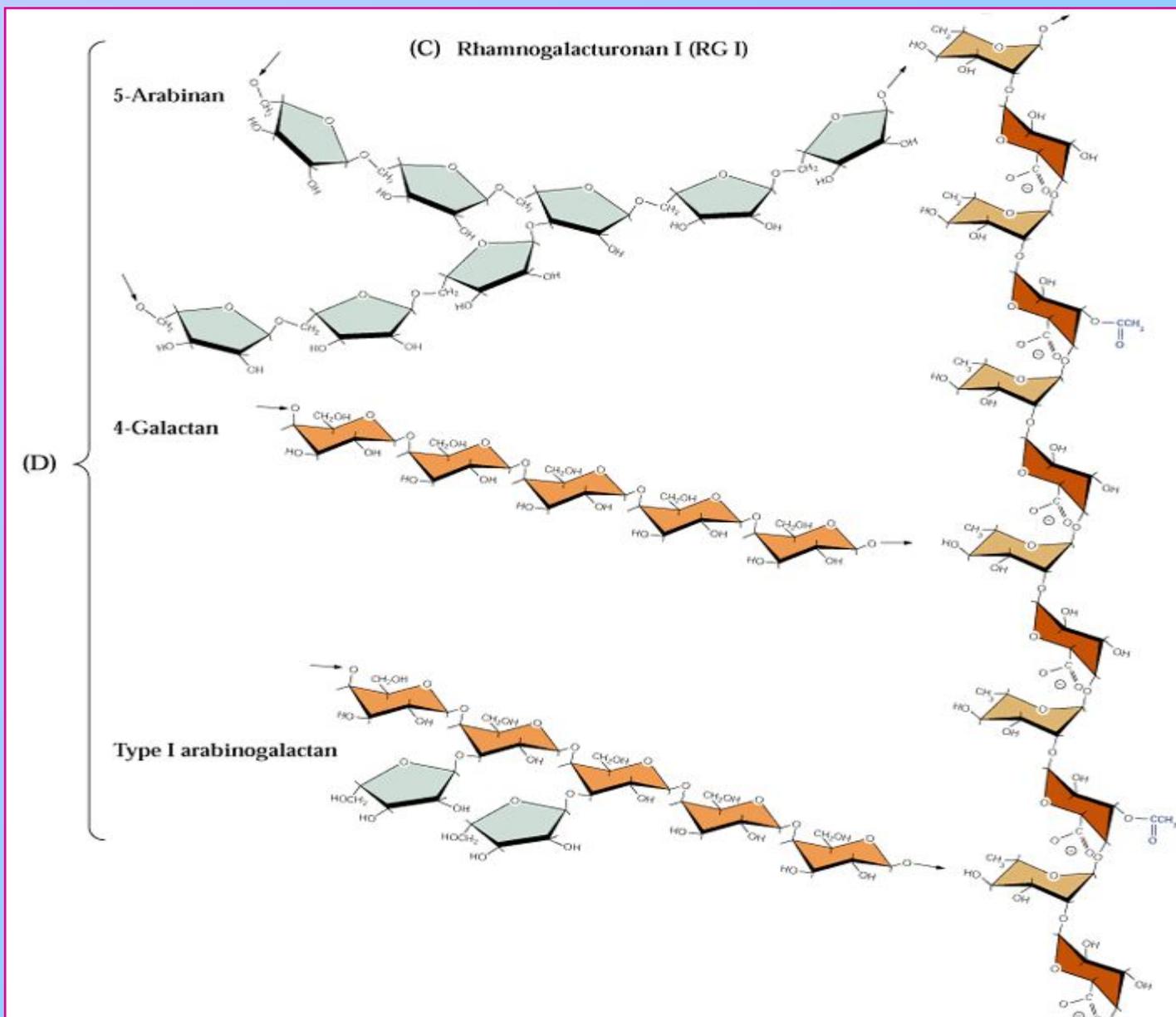
Homogalacturonan (HGA)



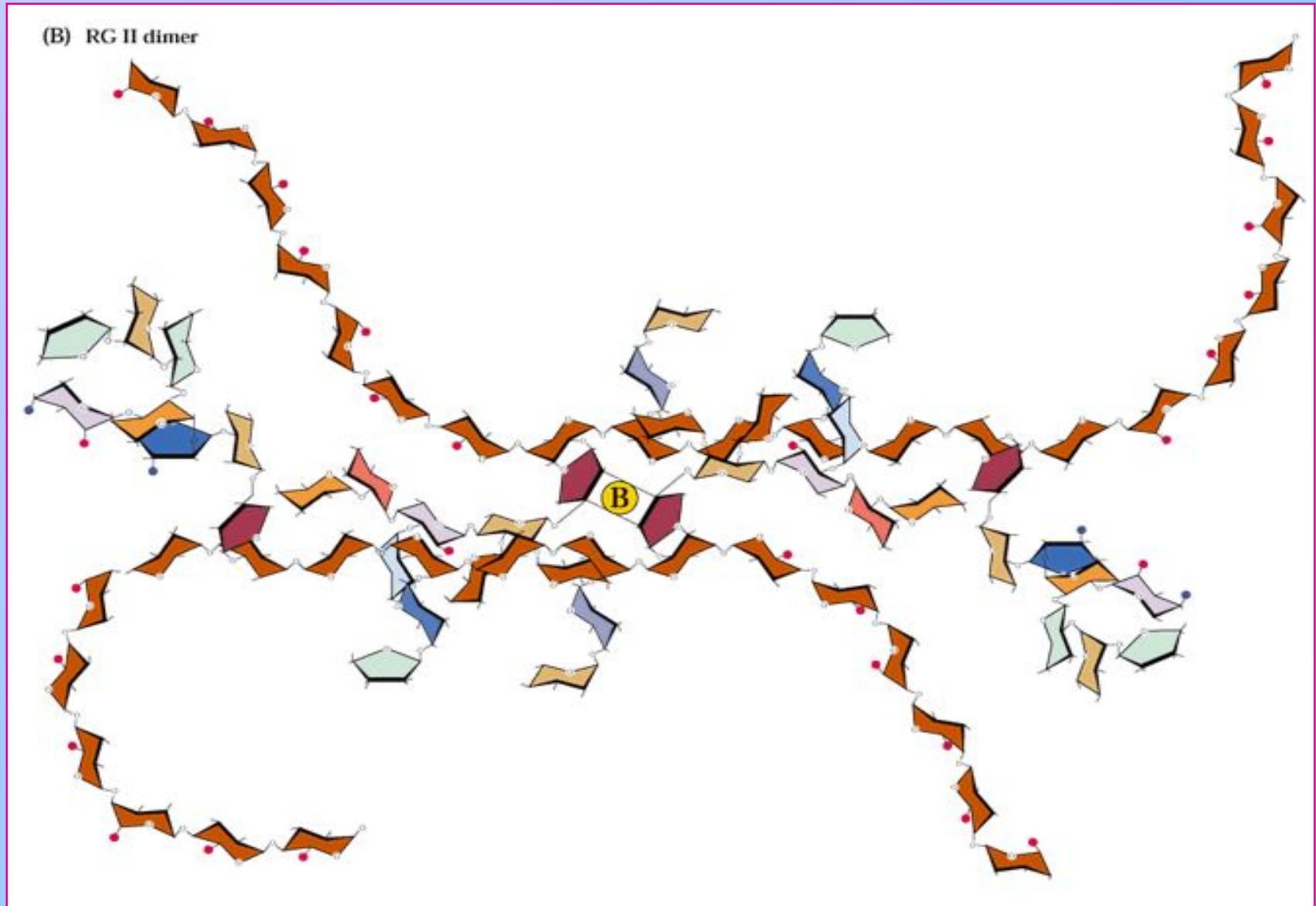
Xylogalacturonan



Пектины: рамногалактуронаны I гетерополимер: линейная цепь из чередующихся остатков GalA и Rha с различными боковыми фрагментами)

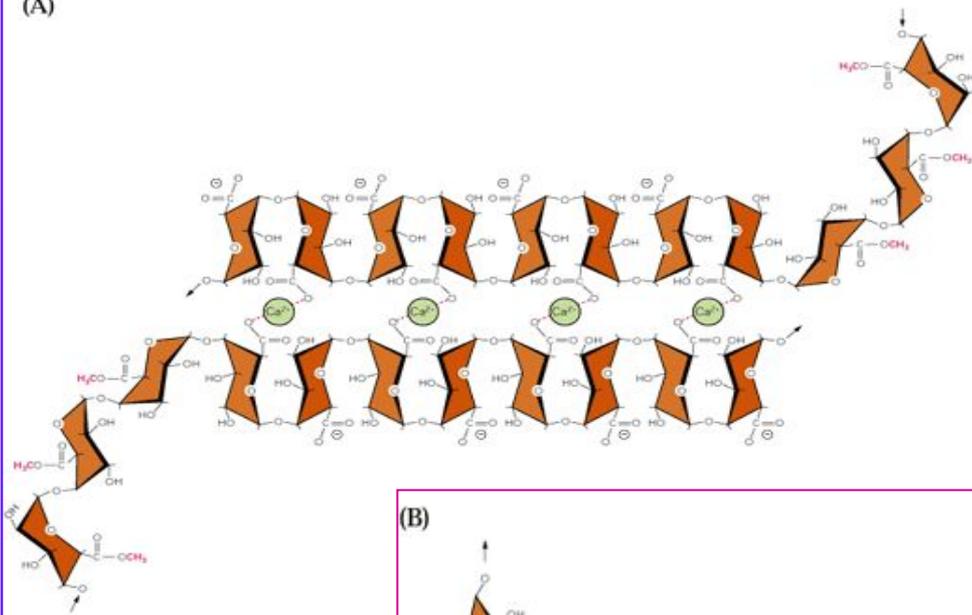


Пектины: димер рамногалактуронана II
(мономеры RGII 4200kDa связаны диэфирными связями остатками апиозы через бор)



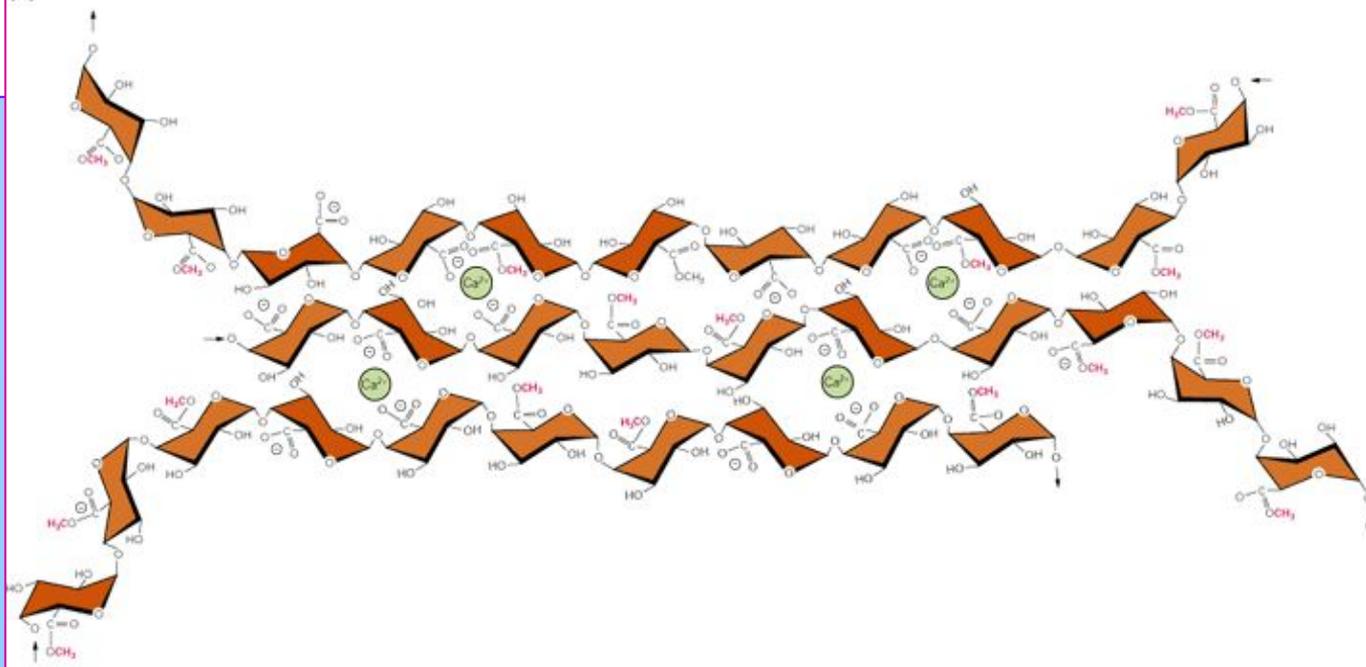
«Замковые зоны» пектиновой сети

(A)

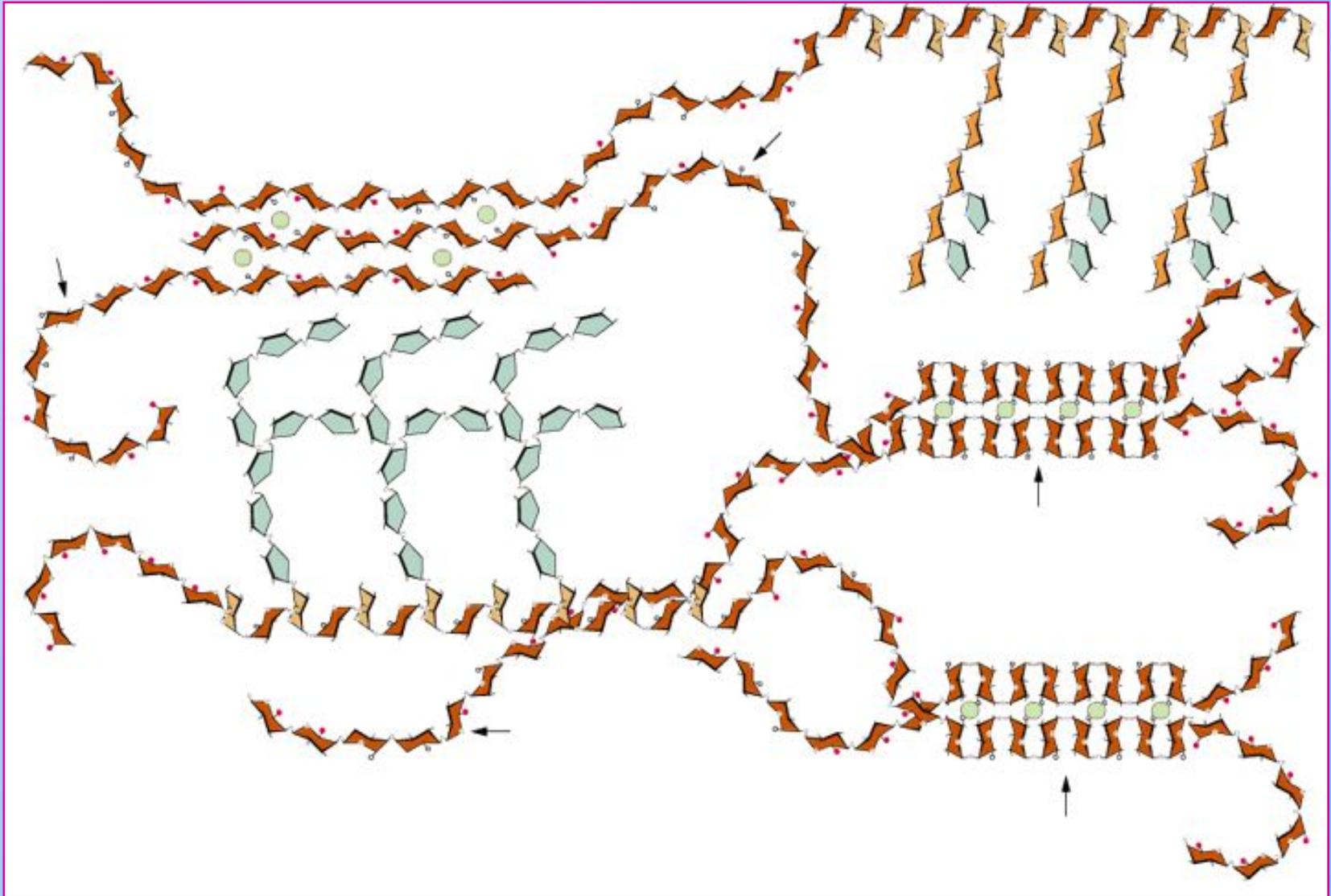


Синтез пектинов – В АГ в метоксилированном виде. Пектин-метил-эстераза (PME) избирательно отщепляет Met.

(B)



Пектины: зоны «Ca²⁺-застежек» и количество нейтральных боковых цепочек RGI регулируют размер пор клеточной стенки



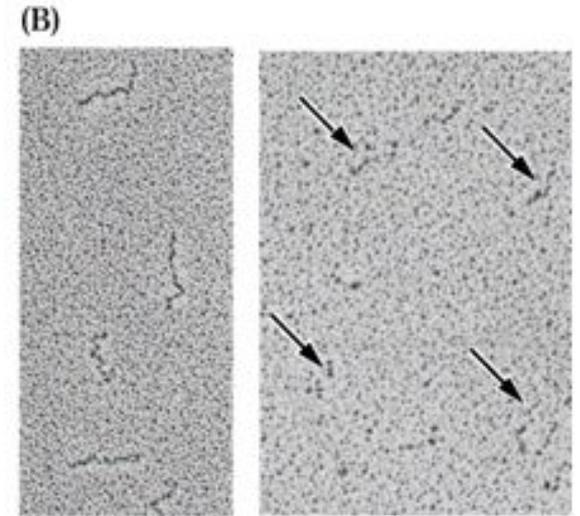
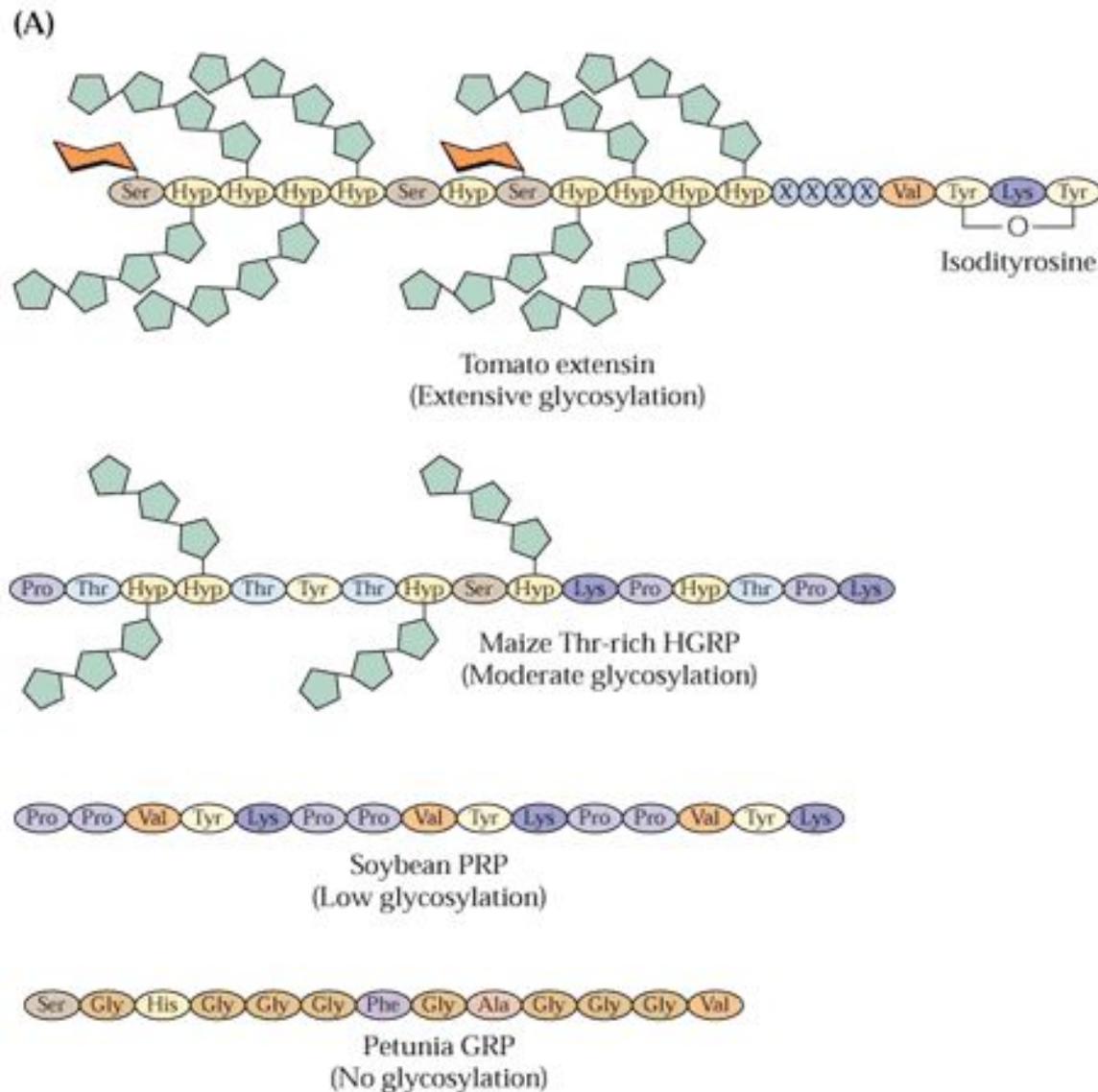
Пектины: функциональная сеть клеточной стенки

Функции пектинов:

- **определяют размер пор КС**
- **определяют поверхностный заряд КС**
- **адгезионные свойства КС**
- **ионнообменные свойства КС**
- **формирование срединной пластинки**
- **фиксирование ферментов КС**
- **депо Са²⁺**

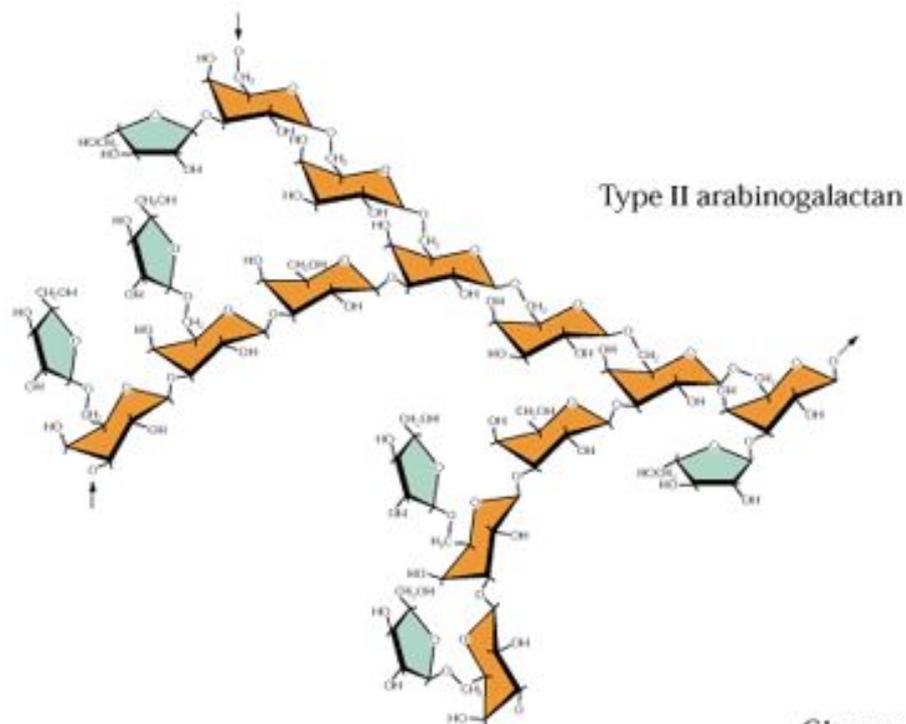
Структурные белки клеточной стенки:

HGRPs, PRPs, GRPs (гидроксипролин-, пролин- и глицин- обогащенные)

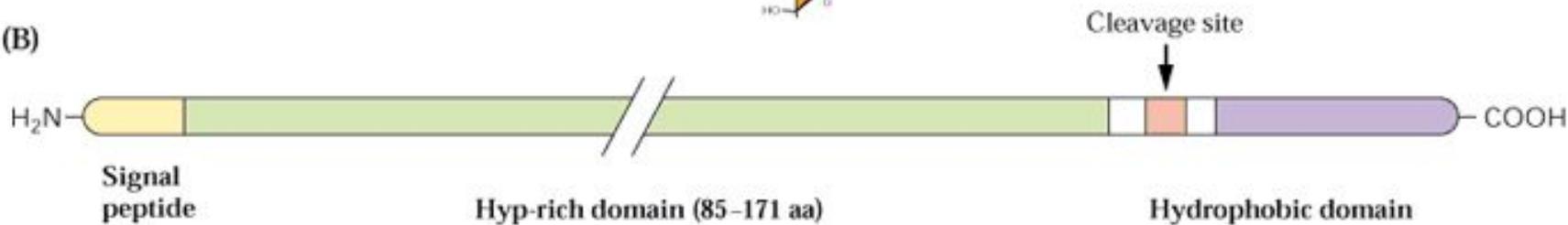


Структурные белки клеточной стенки: AGPs (арабино-галактановые белки - протеогликаны).

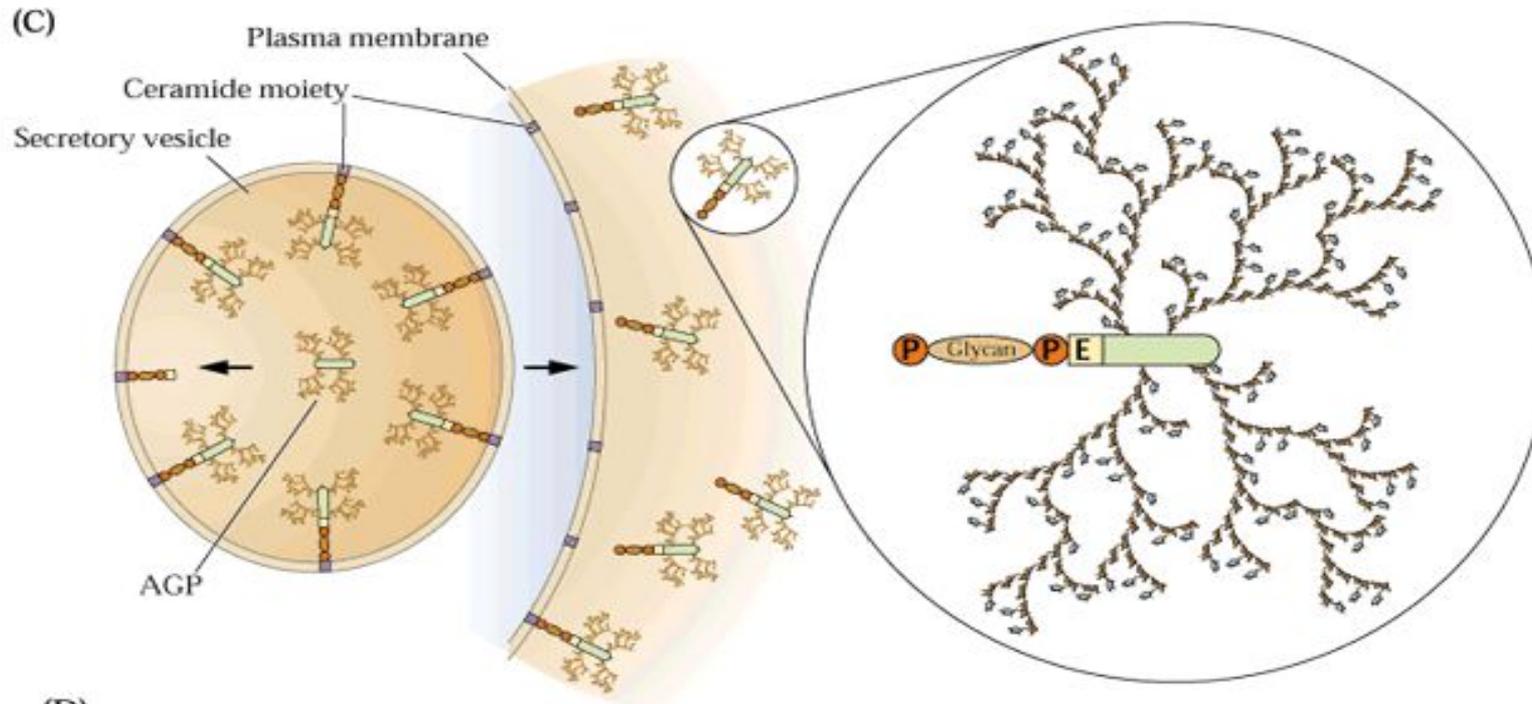
(A)



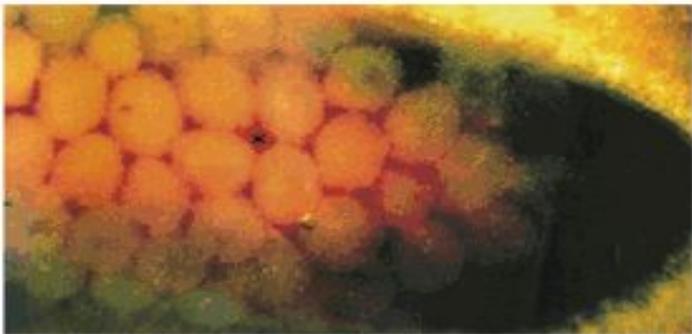
(B)



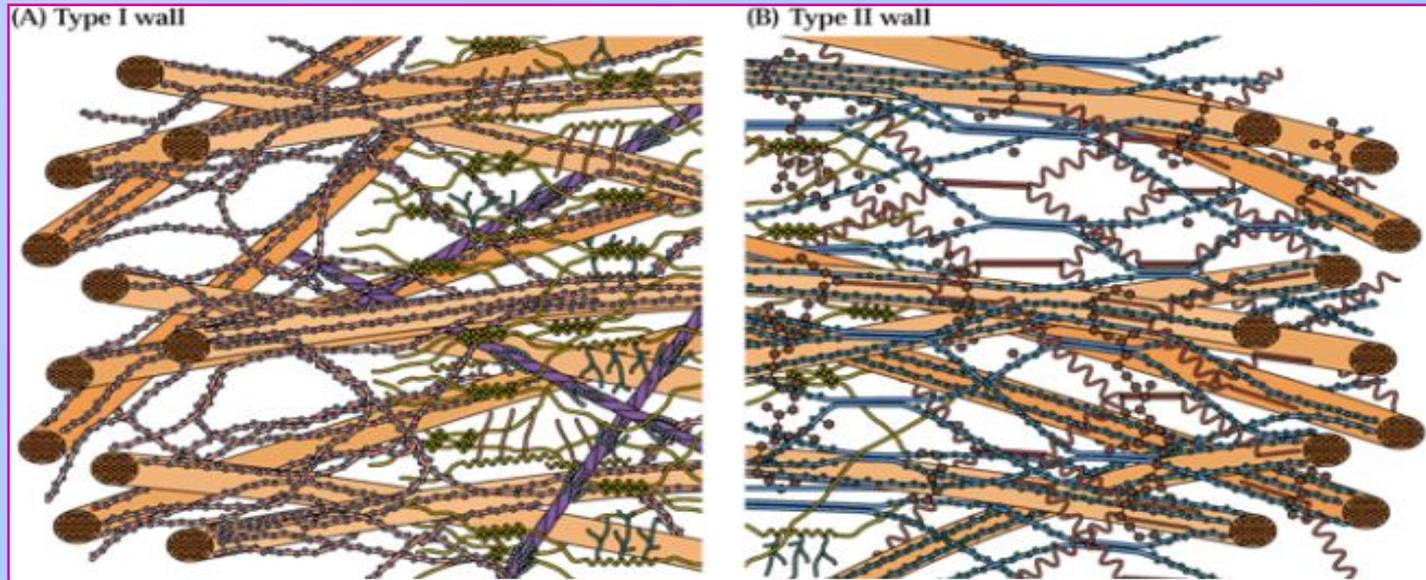
Структурные белки клеточной стенки: AGPs (арабино-галактановые белки - протеогликаны).



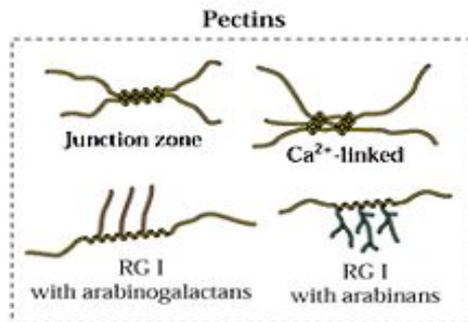
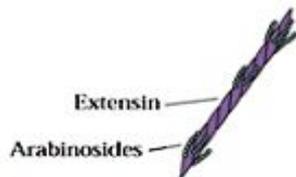
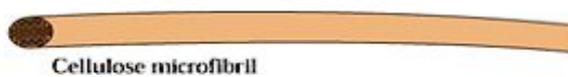
(D)



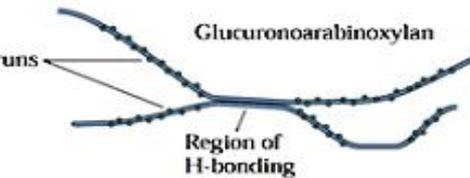
Трехмерная модель двух типов клеточной стенки: тип I (двудольные) и тип II (коммелиноиды)



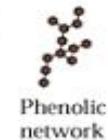
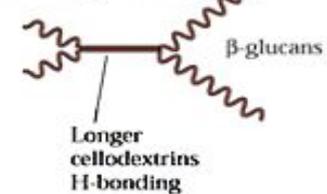
Key:



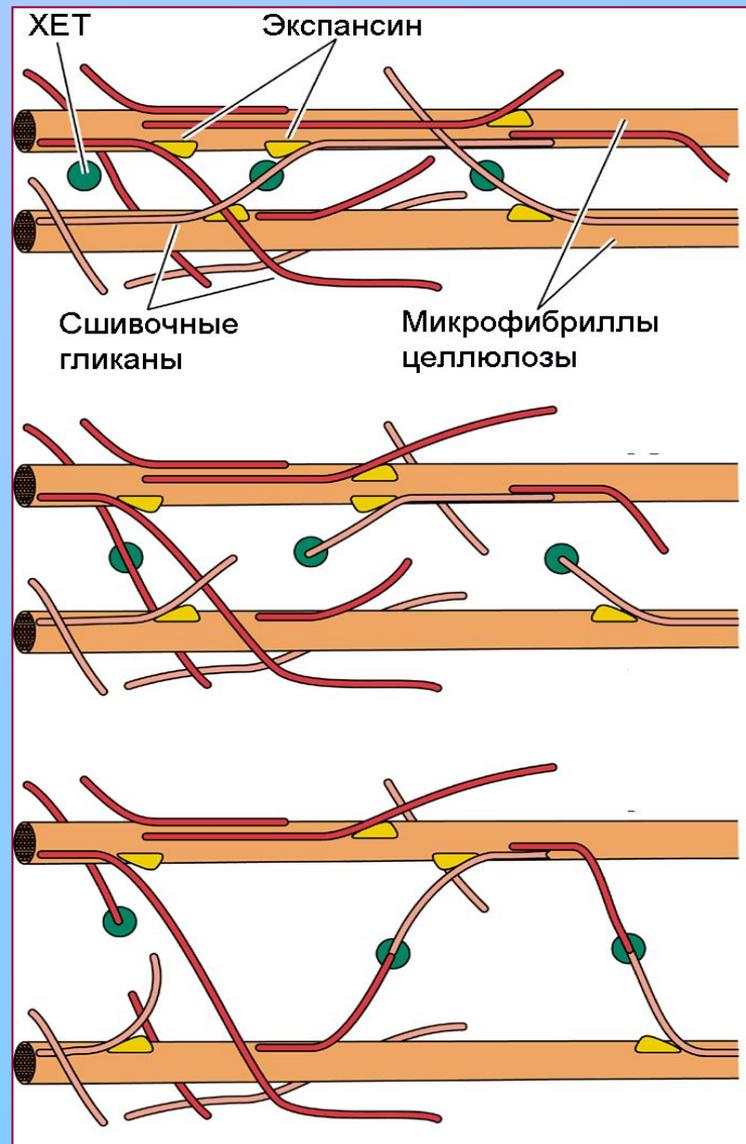
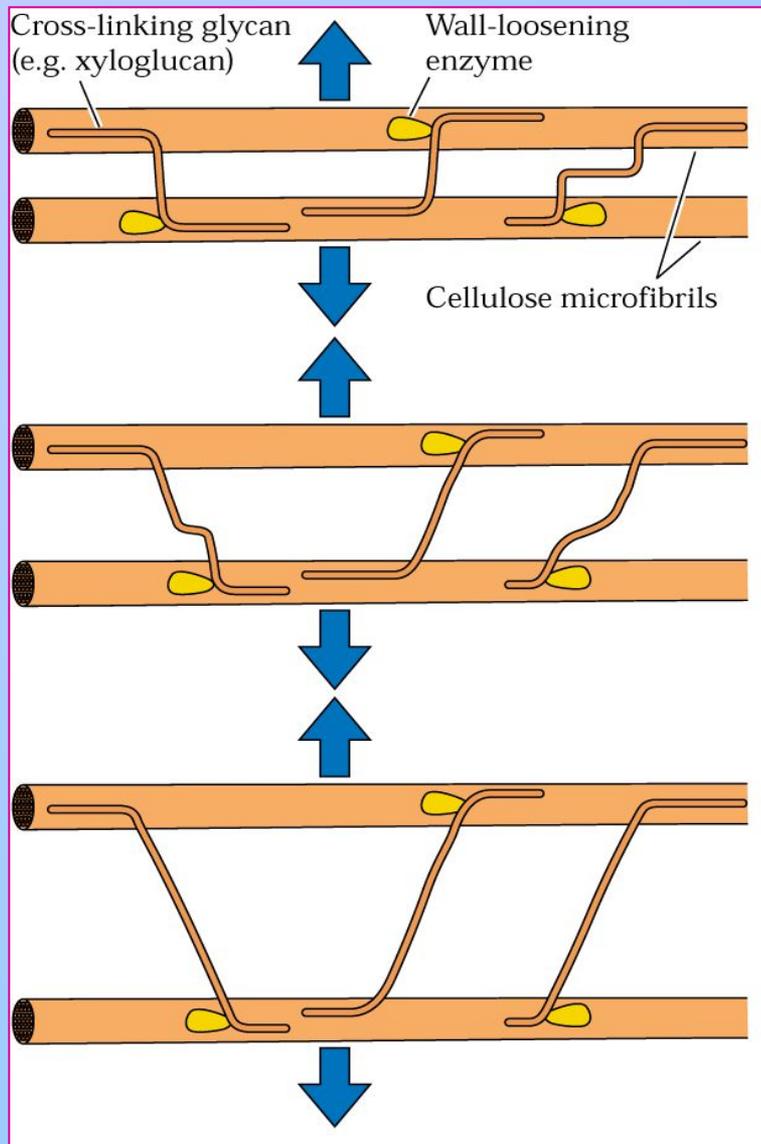
Arabinose-rich runs that open pores



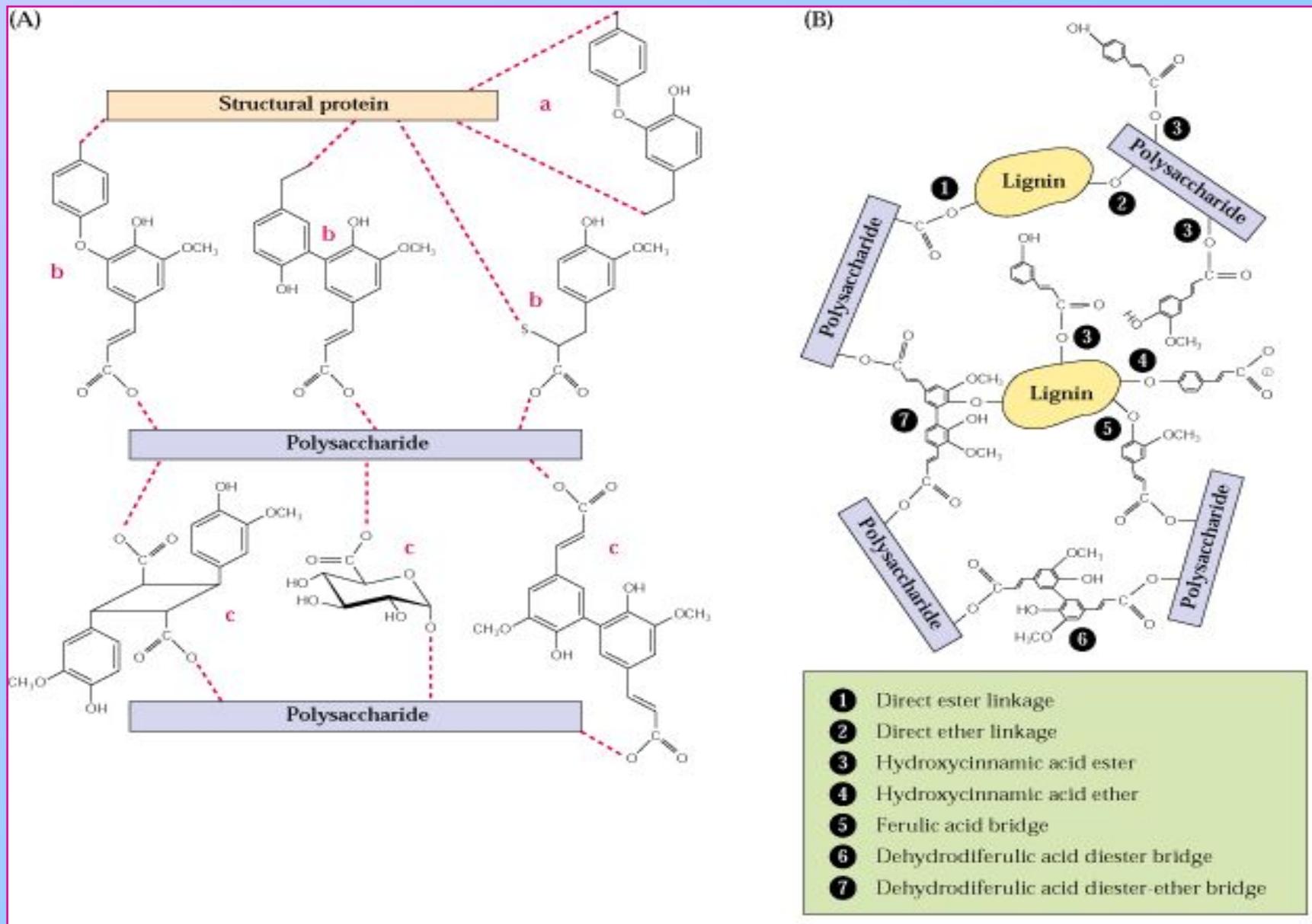
Cellotriosyl- and cellotetraosyl-rich



Возможное участие ХЕТ (ксилоглюкан-эндотрансгликозилазы) и экспансина в росте клеток растяжением

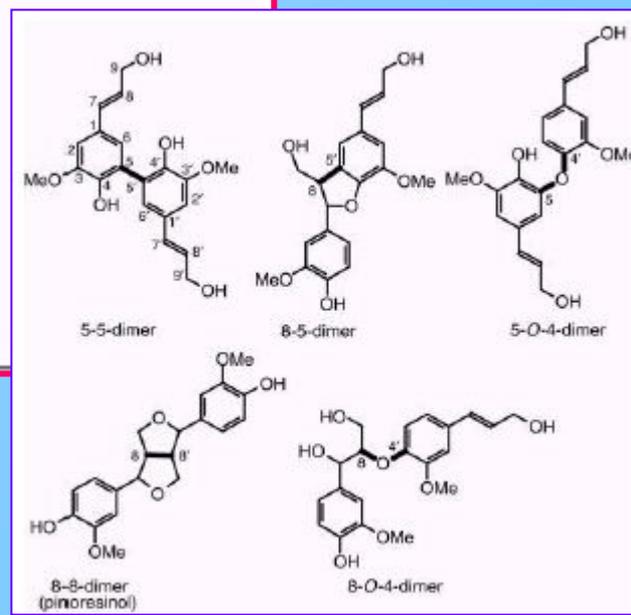
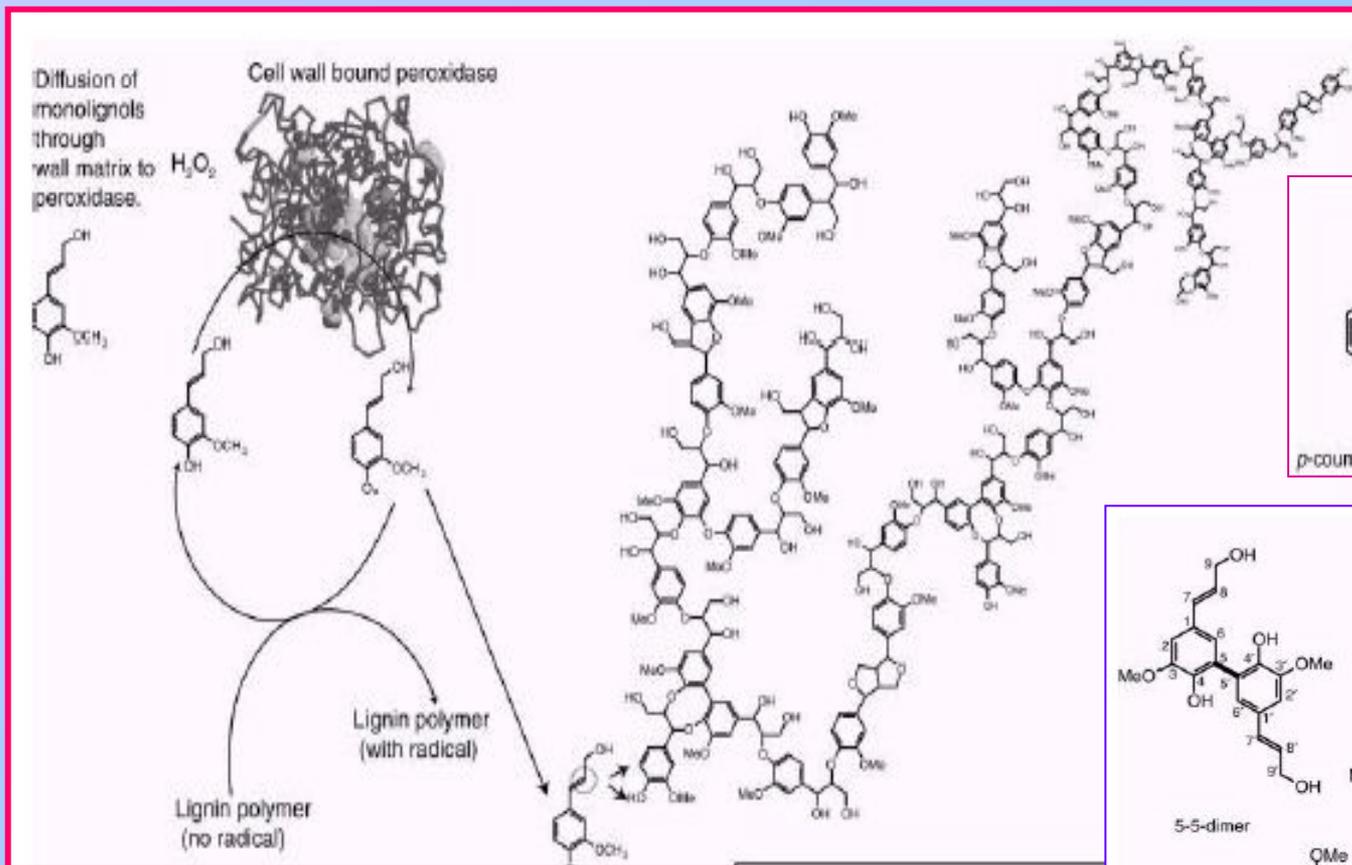


Лигнины: фенилпропаниодная сеть вторичных клеточных стенок

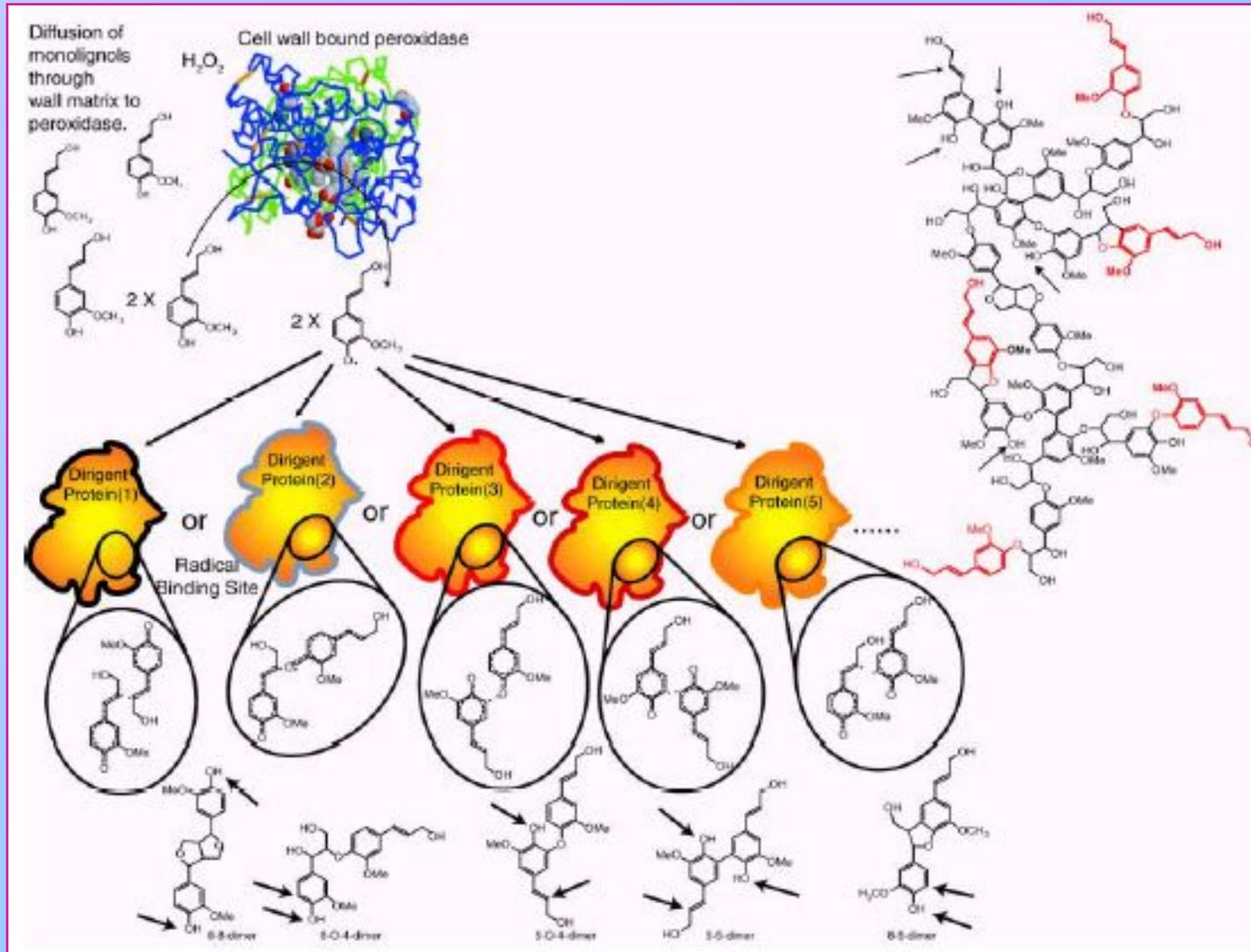


Образование лигнина:

окислительная конденсация фенолпропаноидов случайным образом.



Образование лигнинов: целенаправленная конденсация мономеров.



Некоторые особенности плазмалеммы

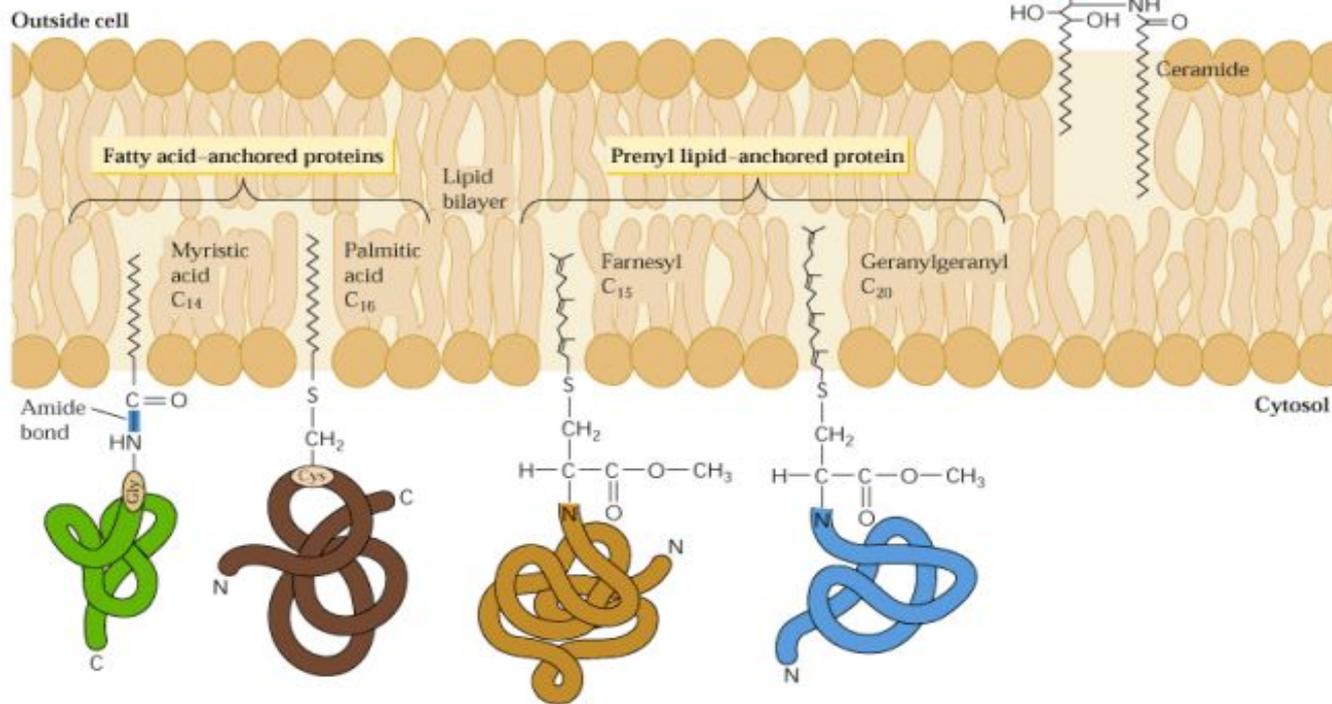
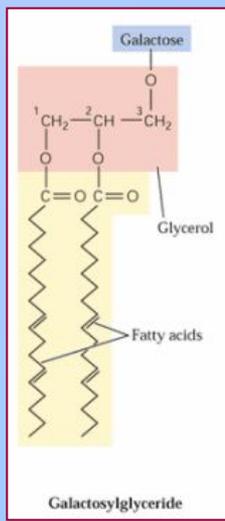
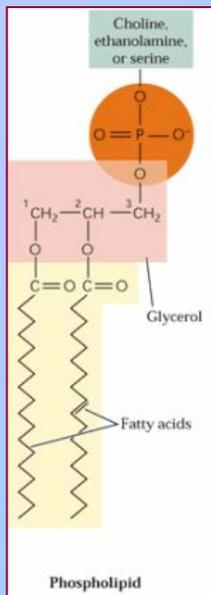
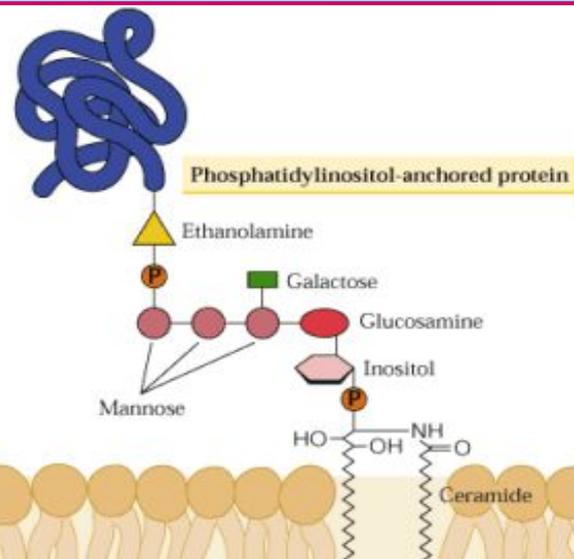
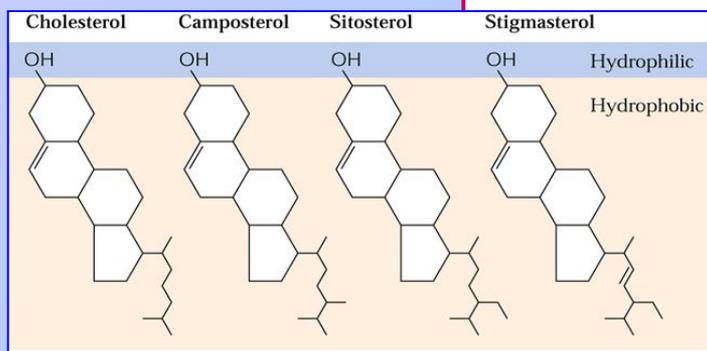
Структурные: зависимость состава от типа клетки

- основные ЖК: пальмитиновая (16:0), олеиновая (18:1, Δ^9), линолевая (18:2, $\Delta^{9,12}$); линоленовая (18:3, $\Delta^{9,12,15}$); стеариновой (18:0) практически нет, арахидоновой (18:4) у семенных растений нет.
- другая схема десатурации ЖК – от Δ^9 к ω -концу (Δ^{12} , ω^3)
- обычно очень мало холестерина – вместо него фитостерины (сито-, стигма- и кампестерин) – в том числе в виде гликозидов и ацилов.
- наличие особых белков: контакты с КС (прежде всего арабиногалактановых), синтез и аранжировка КС

Функциональные:

- $\Delta\Psi \sim 100 - 250\text{mV}$ – выше, чем у животной клетки
- протонная энергетика (H^+ -АТФ-за р-типа)
- формирование плазмодесм
- нахождение под постоянным «давлением» за счет тургора.

Фитостерины, диацилглицериды и варианты «заякоривания» белков в мембранах

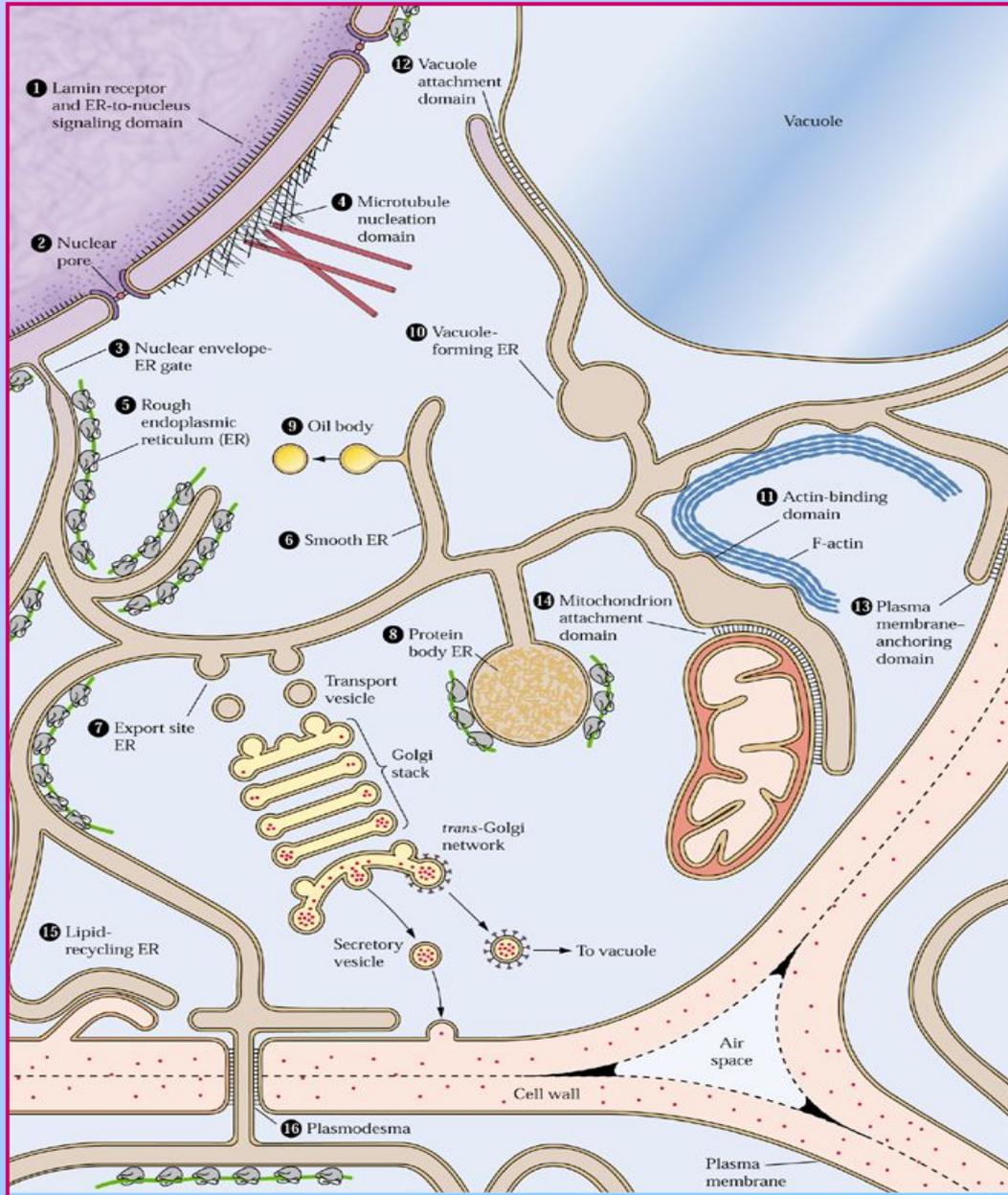


**Фосфолипиды
(плазмалемма)
Гликозилглицериды
(пластиды)**

Функции плазмалеммы

1. *Контроль поглощения и секреции веществ*
2. *Запасание и использование энергии.*
3. *Размещение и обеспечение работы ферментов.*
4. *Рецепторные функции.*
5. *Сигнальные функции.*

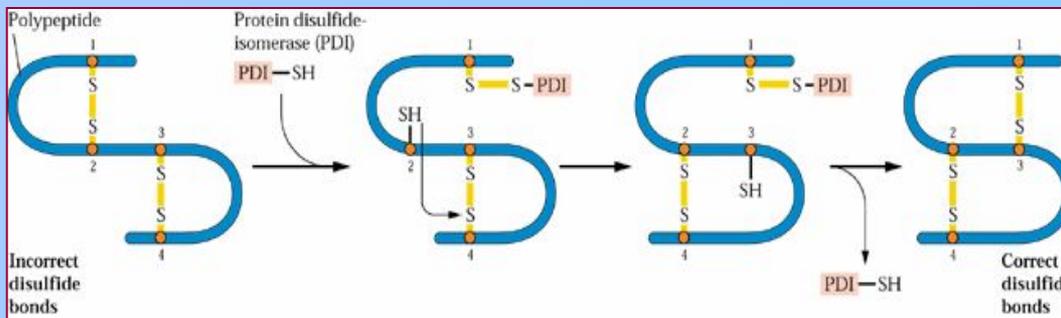
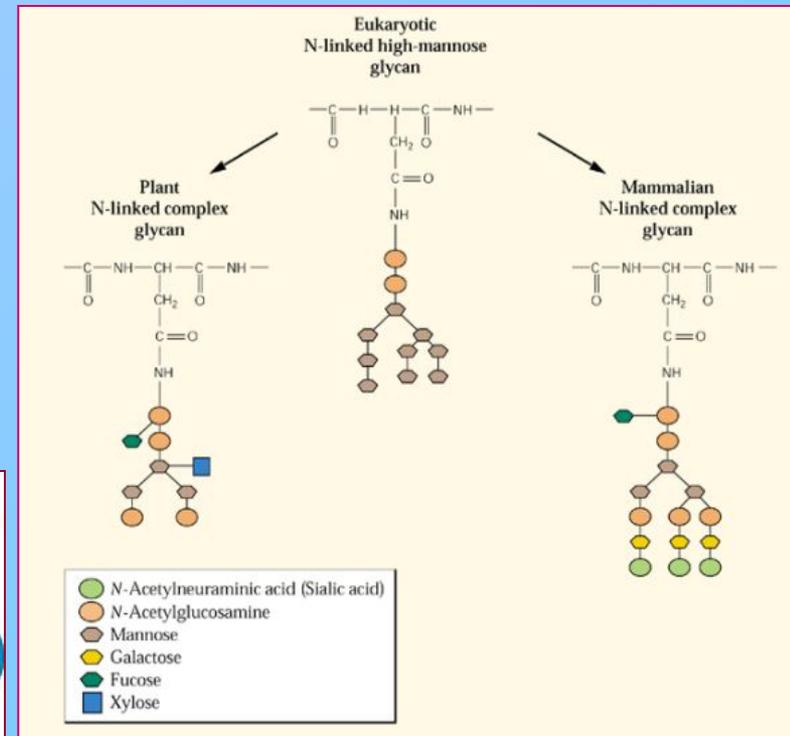
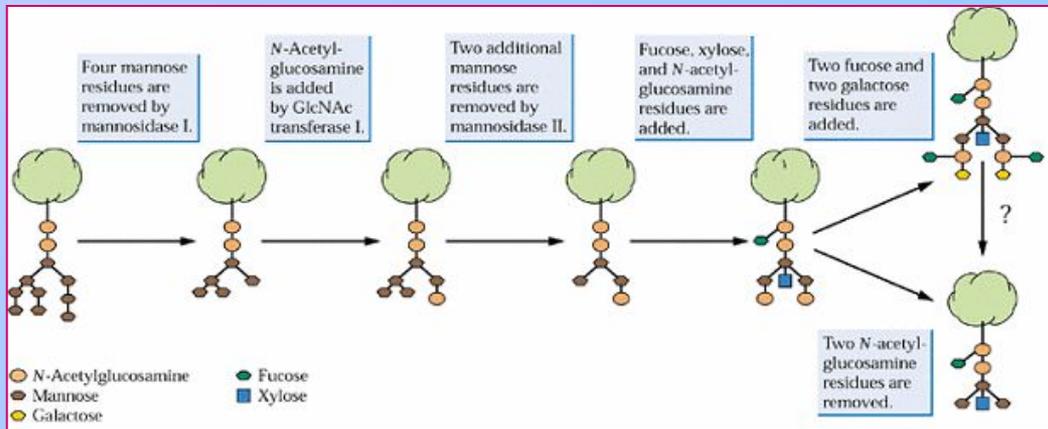
Функциональные участки растительного ЭР



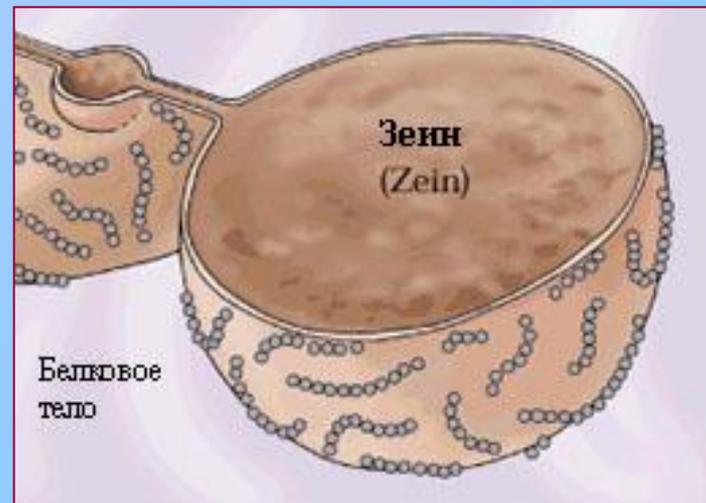
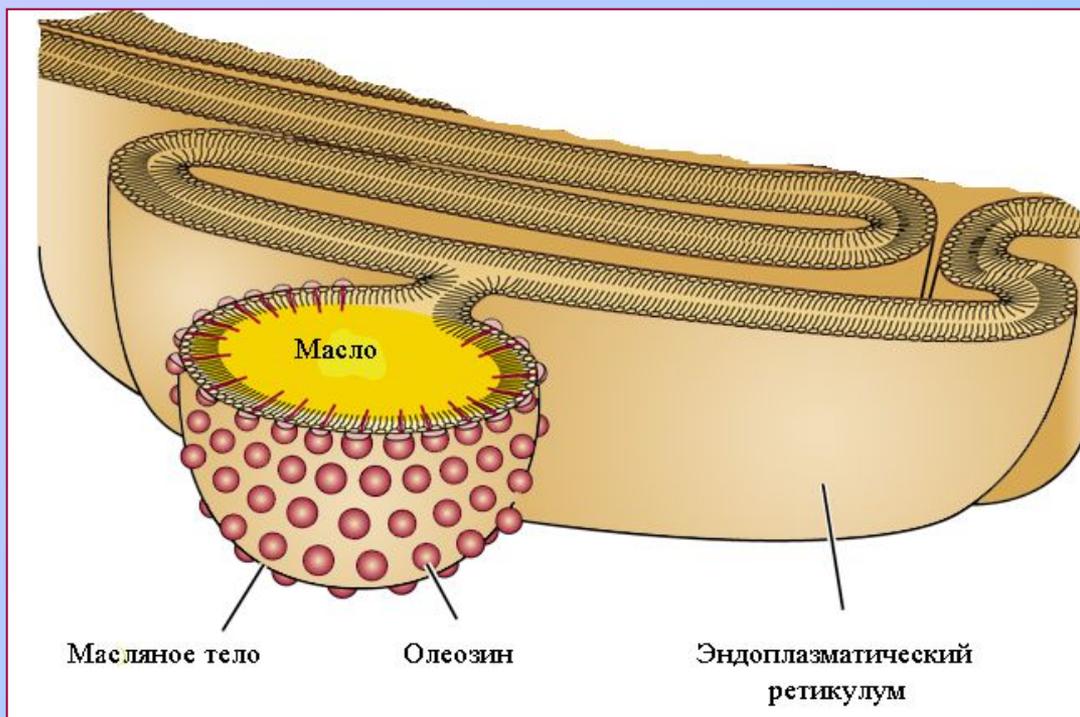
- Помимо «классических» областей ЭР шероховатого (5) и гладкого (6) ЭР, в растительных клетках выделяют:
- зону “шлюза” между ЭР и оболочкой ядра (3);
 - область фиксации актиновых филаментов (11);
 - области формирования белковых (8) и масляных (9) тел;
 - область образования вакуолей (10);
 - области контактов с плазмалеммой (13), с вакуолью (12), с митохондриями (14);
 - область рециркуляции липидов цистерн ЭР (15);
 - область плазмодесм (16).

Роль растительного ЭР в формировании «экспортных» белков

1. Модификация некоторых аминокислот (например, пролин → гидроксипролин, за счет работы пептидилпролин-гидроксилазы)
2. N-гликозилирование белков (при помощи шапернов кальнексина и кальретикулина)
3. Правильное сворачивание белков (пептидилпролин изомераза при помощи Вир – иммуноглобулин связывающего белка)
4. Формирование «правильных» дисульфидных связей (глутатион и дисульфид-изомеразы)
5. Формирование олигомерных белков при помощи шапернов
6. Дегградация белков или их возврат в цитозоль для дегградации.



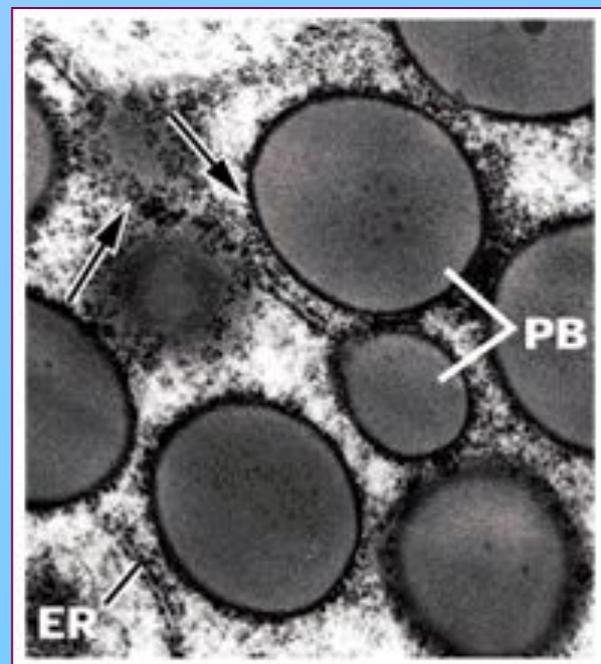
Формирование в ЭР масляных и белковых тел (проламины - зеин)



Олеозины - интегральные белки 16-25-кДа с «кнопко-подобной» структурой. «Острие» состоит из 72 гидрофобных остатков аминокислот в форме анти-параллельного β -скрученного домена, присоединенного обоими концами к «шляпке»

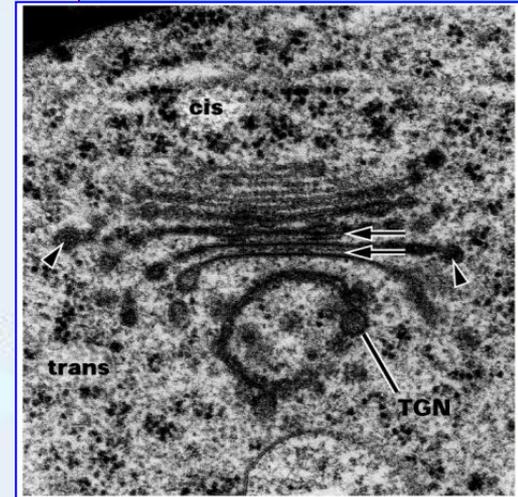
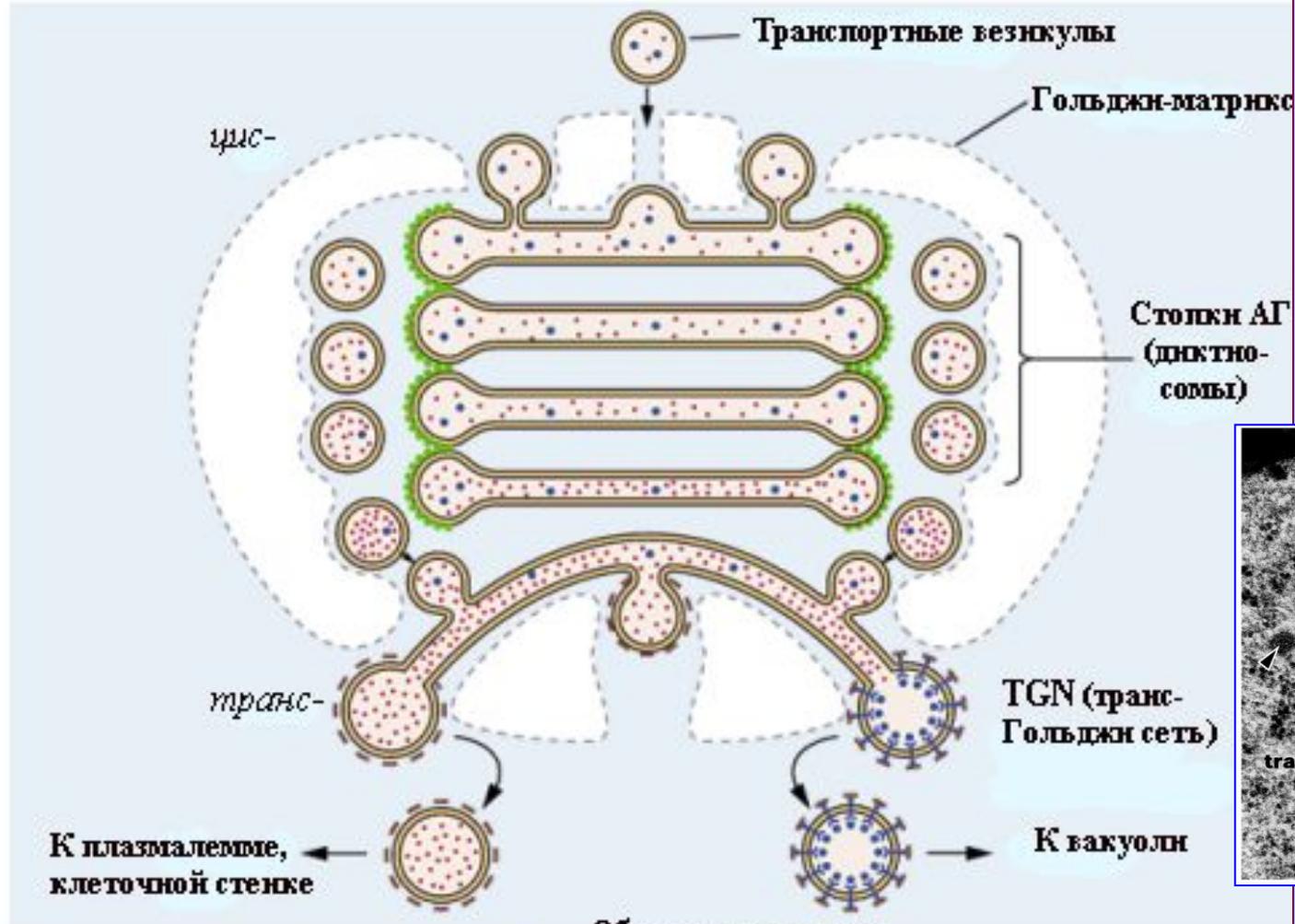
Белковые тела, формирующиеся в эндосперме кукурузы.

Стрелками показаны полисомы ЭР



Структура растительного аппарата Гольджи

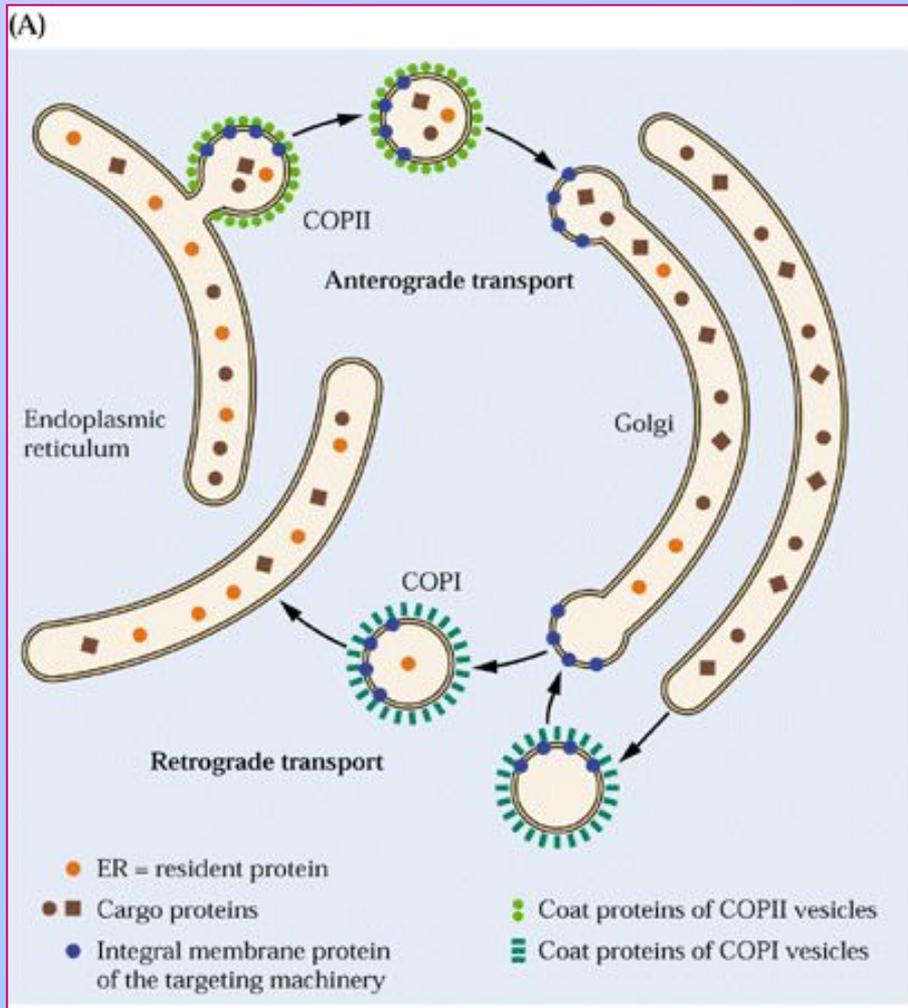
(A)



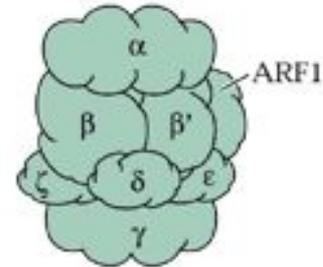
Оболочки везикул:

1. COP (белками оболочки - coat protein)
2. Везикулы без белкового покрытия
3. Клатринном (окаймленные везикулы)

Везикулярный транспорт, типы везикул

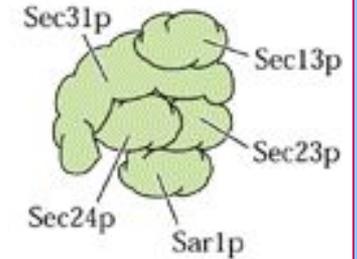


COPI/coatomer



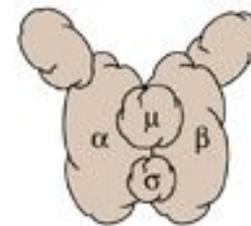
ER/Golgi, intra-Golgi pathways

COPII



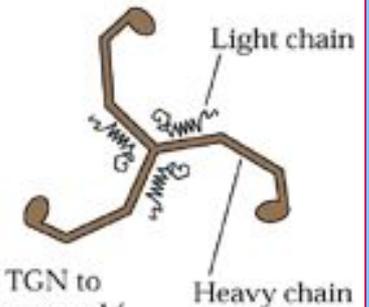
ER to Golgi pathway

API/2



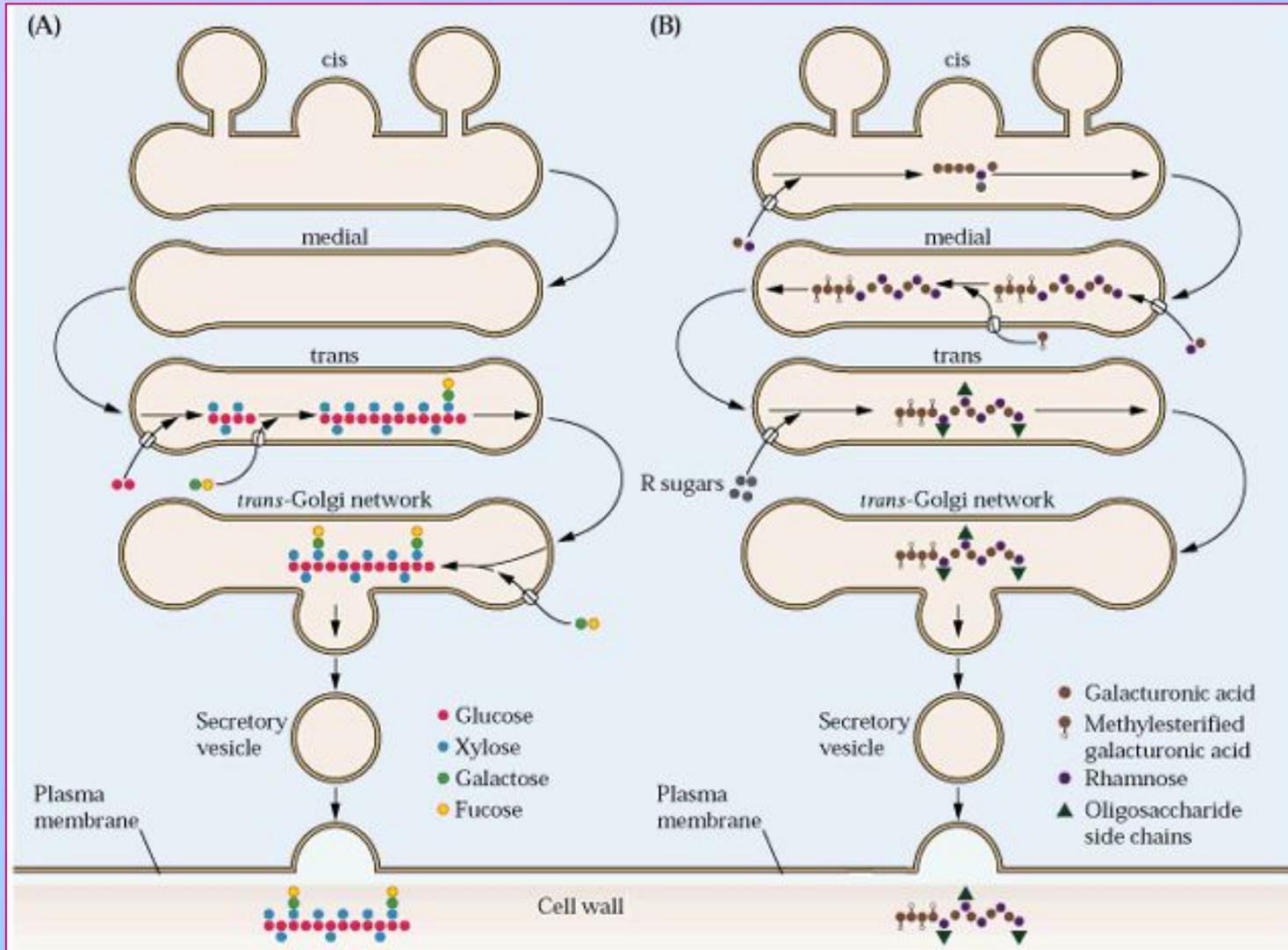
Post-Golgi; TGN to endosome (lysosomal/vacuolar pathway) and endocytosis

Clathrin



COPII – транспорт от ER к Гольджи, **COPI** – «ретроградный» транспорт - от Гольджи к ER
Окаймленные - формирование превакулярного компартмента от *транс*-Гольджи или плазмалеммы (эндоцитоз). **Без белкового покрытия** – от *транс*-Гольджи к мембране (экзоцитоз), а также от превакулярного компартмента к литическим вакуолям.

Синтез ксилоглюканов (А) и пектинов (В) проходит в разных компартментах АГ



До сих пор неясно как работает АГ.

Две модели:

1. «Везикулы – челноки»

Цистерны неподвижны, обмен веществами – везикулами.

2. «Корабли на параде»

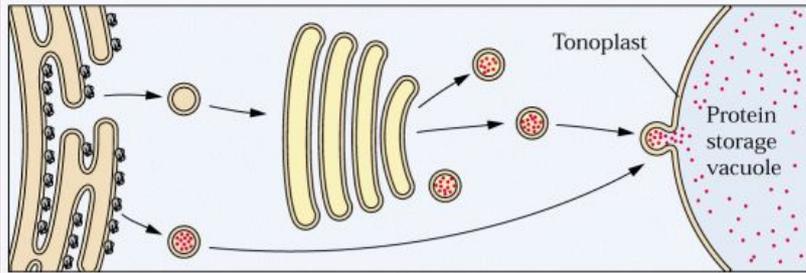
Цистерны передвигаются от *цис*– к *транс*- полюсу АГ, везикулы обеспечивают обмен ферментами и ретроградный транспорт.

Вакуоли – мультифункциональные органеллы

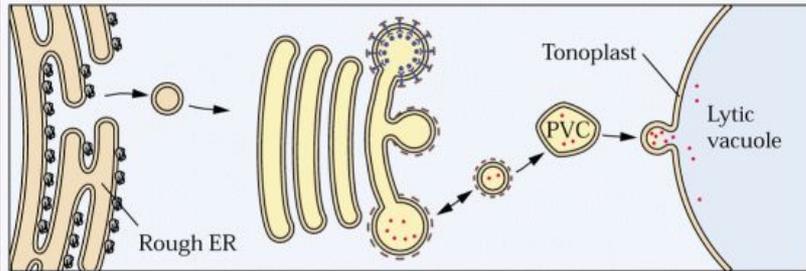
1. Цель «создания» вакуолей - «дешевый» способ увеличения клетки?
2. В клетке есть как минимум два типа вакуолей: запасные (с нейтральным рН) и литические (с кислым рН)
3. **Функции вакуолей:**
 - **Хранение** (ионы, сахара, полисахариды, пигменты, аминокислоты, белки, вторичные метаболиты)
 - **Лизис веществ** (в литических вакуолях - кислые гидролазы: протеазы, нуклеазы, гликозидазы, липазы)
 - **Защита от патогенов и травоядных** (токсичные вещества – цианогенные гликозиды, кумарины и др., ферменты – хитиназы, глюканазы)
 - **Пигментация** (водорастворимые пигменты – антоцианы, беталаины)
 - **Изолирование и детоксикация токсичных веществ** (наличие белков-переносчиков из семейства ABC-транспортеров)
 - **Регулирование рН и ионный гомеостаз**
 - **Регулирование тургорного давления**

Транспорт белков в вакуоли: варианты и сигналы

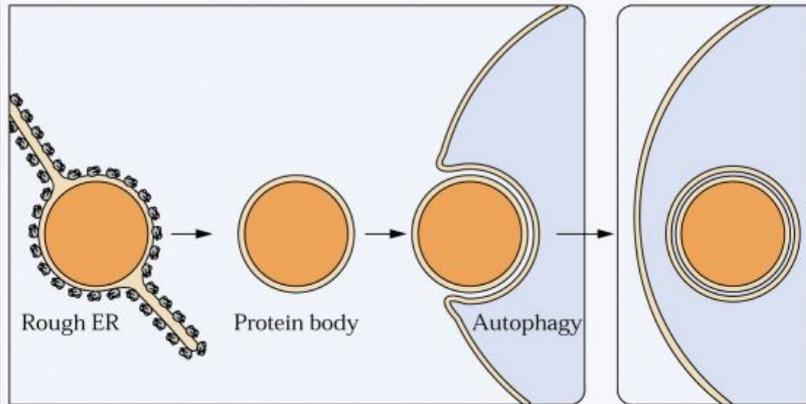
(A) Transport to PSV in dense vesicles



(B) Transport in CCV to lytic vacuoles



(C) Transport of prolamins by autophagy



(B) N-terminal propeptides (NTPP)

Sweet potato sporamin: His Ser Arg Phe Asn Pro Ile Arg Leu Pro Thr Thr His Glu Pro Ala

Barley aleurain: Ser Ser Ser Ser Phe Ala Asp Ser Asn Pro Ile Arg Pro Val Thr Asp Arg Ala Ala Ser Thr Leu Glu

C-terminal propeptides (CTPP)

Barley lectin: Val Phe Ala Glu Ala Ile Ala Ala Asn Ser Thr Leu Val Ala Glu

Tobacco chitinase: Asn Gly Leu Leu Val Asp Thr Met

Tobacco β-1,3-glucanase: Val Ser Gly Gly Val Trp Asp Ser Ser Val Glu Thr Asn Ala Thr Ala Ser Leu Val Ser Glu Met

Tobacco AP24: Glu Ala His Pro Asn Phe Pro Leu Glu Met Pro Gly Ser Asp Glu Val Ala Lys

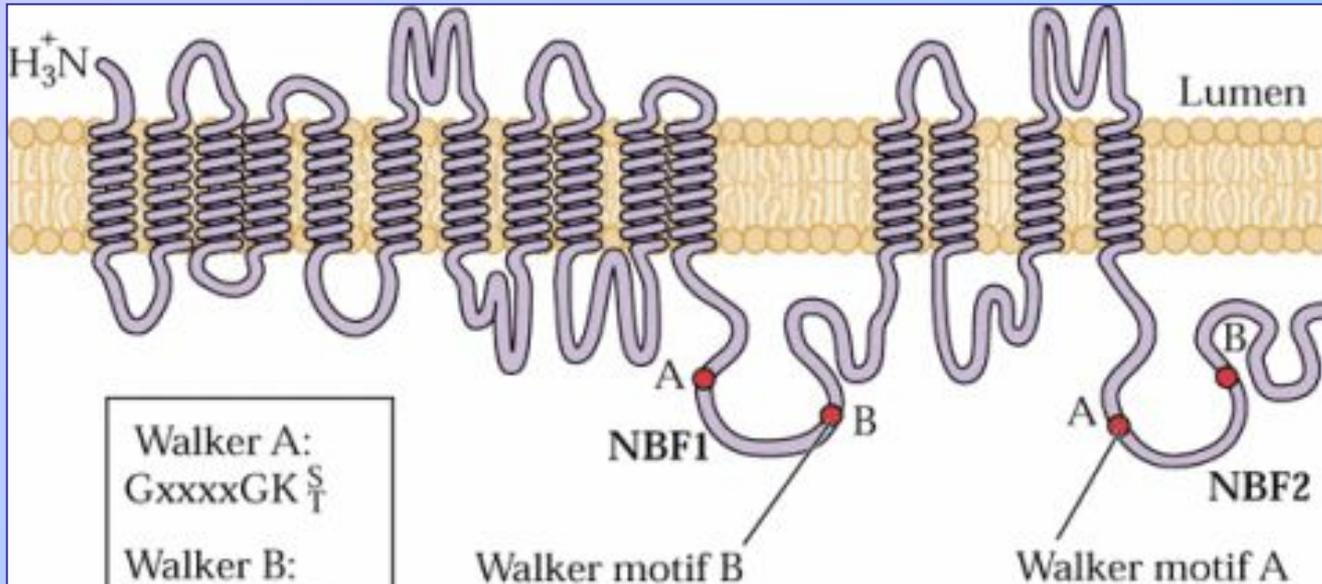
Вакуоли – единственные органеллы, формирующиеся *de novo*

PSV – запасаящая белки вакуоль

CCV – клатрин-покрытые везикулы

PVC – превакуолярный компартмент

Транспорт веществ в вакуоли – ABC-транспортеры

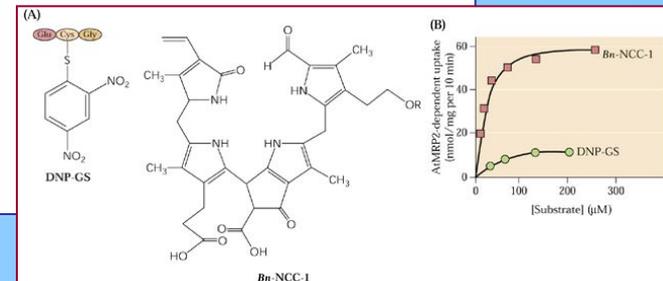


Модель ABC-транспортера MRP2 у *Arabidopsis*.

NBF – nucleotide-binding folds

Walker A:
GxxxxGK_ST

Walker B:
R_KxxxGxxxL
followed by 3
hydrophobic
residues



ABC – ATP-binding cassette, используют для транспорта АТФ, т.е. АТФ-зы..

Многие ксенобиотики транспортируются в вакуоль после гликозилирования.

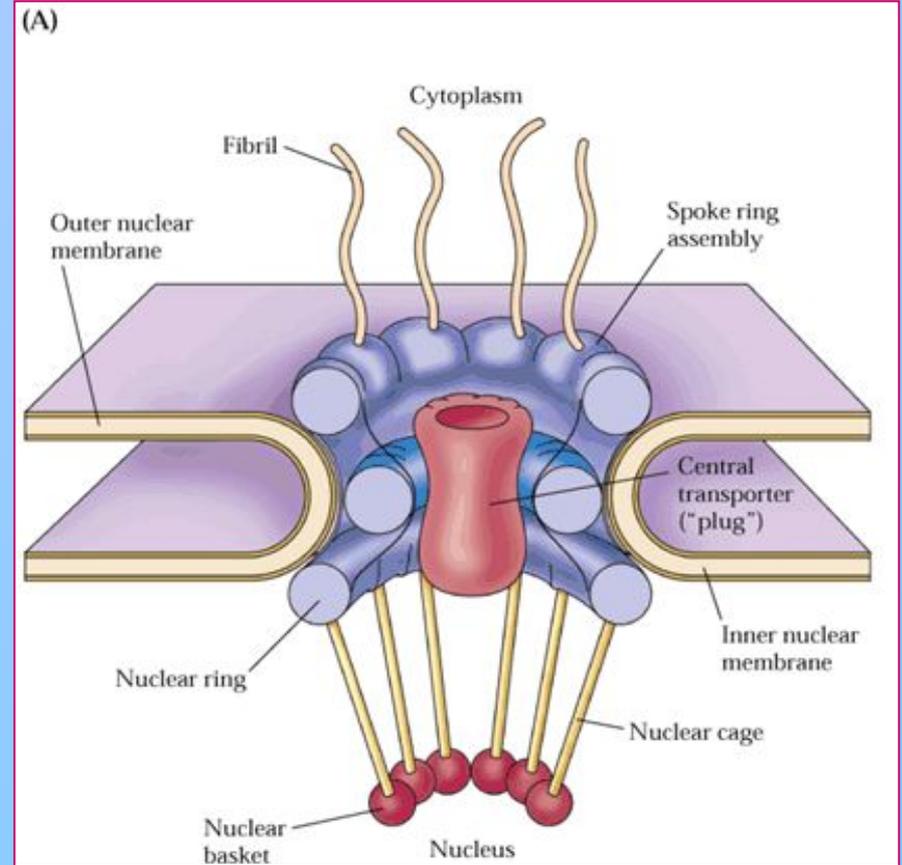
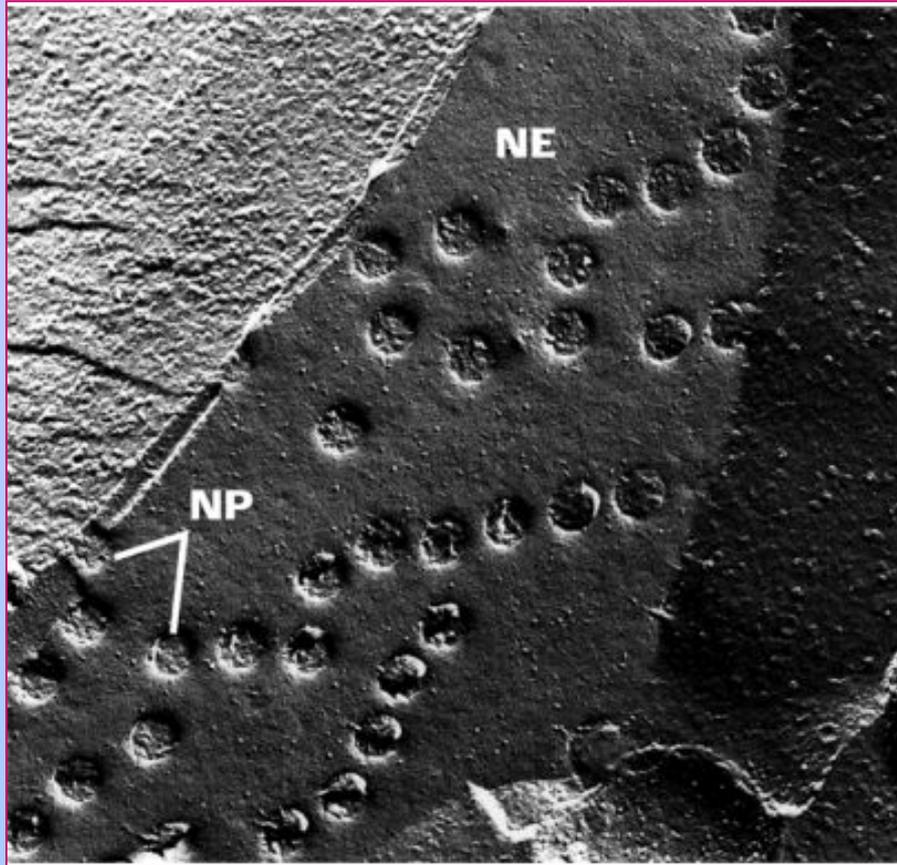
Флавоноиды и ряд других соединений – в виде конъюгатов с глутатионом

Ряд соединений (например, линейные тетрапироллы после развала хлорофиллов) –

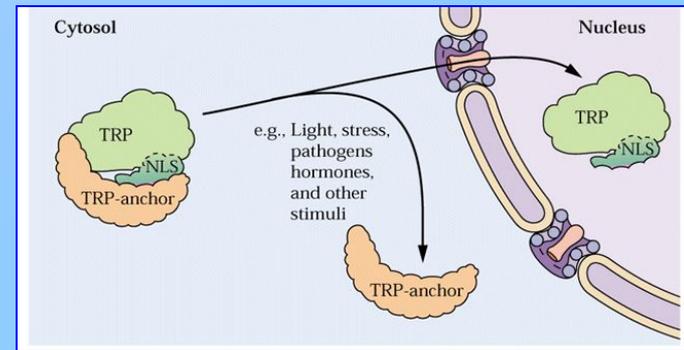
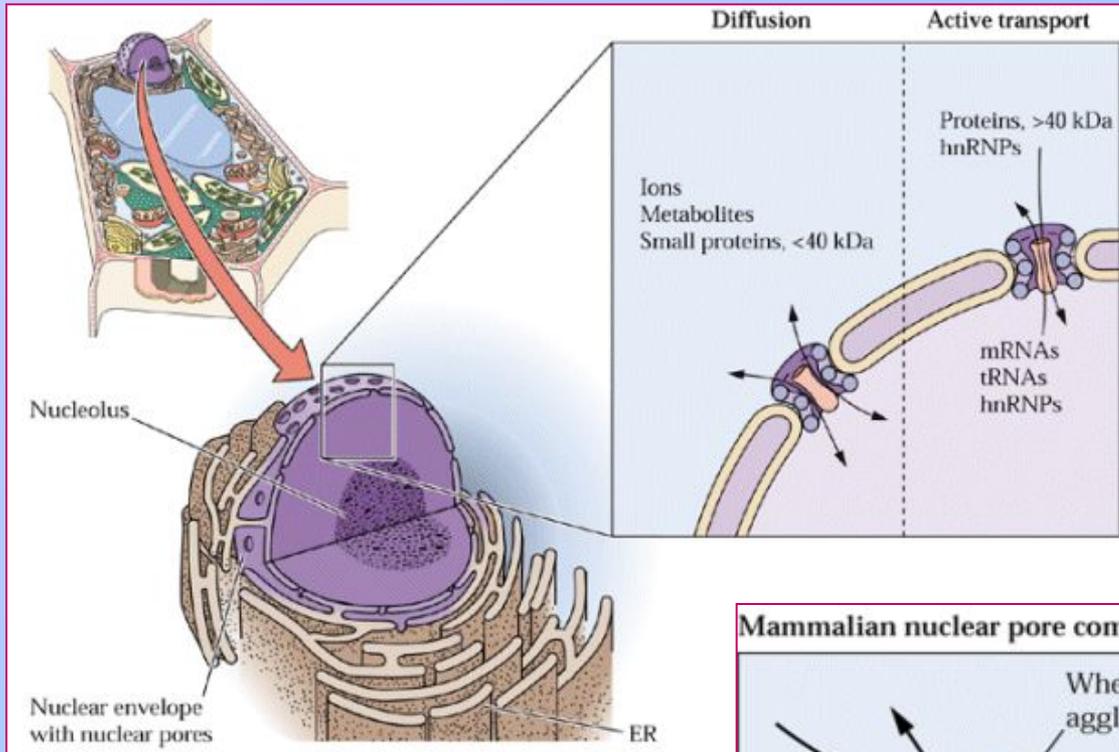
в «чистом» виде..

У *Arabidopsis* ряд изоформ ABC-транспортеров. MRP1 транспортирует только GS-конъюгаты, MRP2 - GS-конъюгаты и продукты катаболизма хлорофиллов.

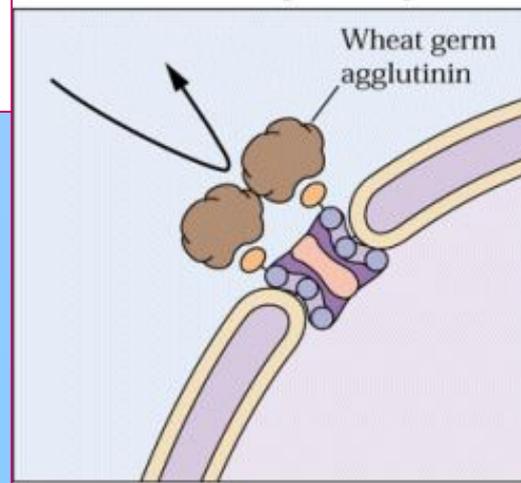
Структура ядерных пор



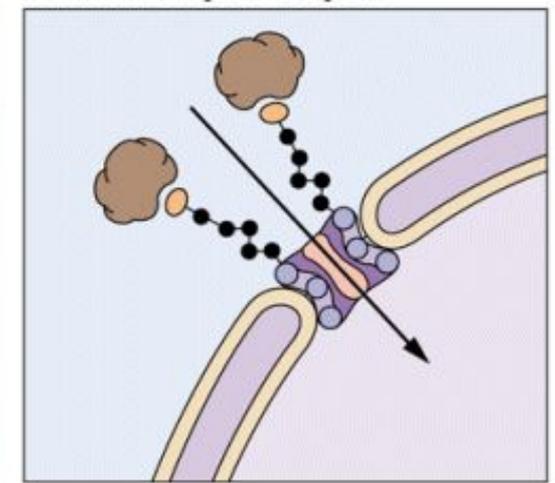
Ядерные поры – пропускные фильтры.



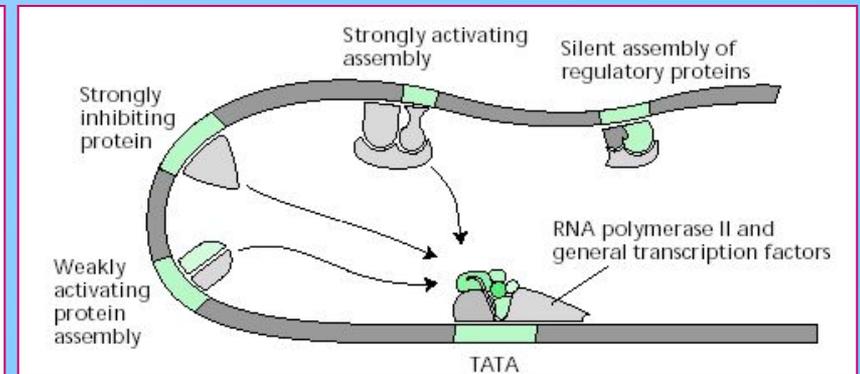
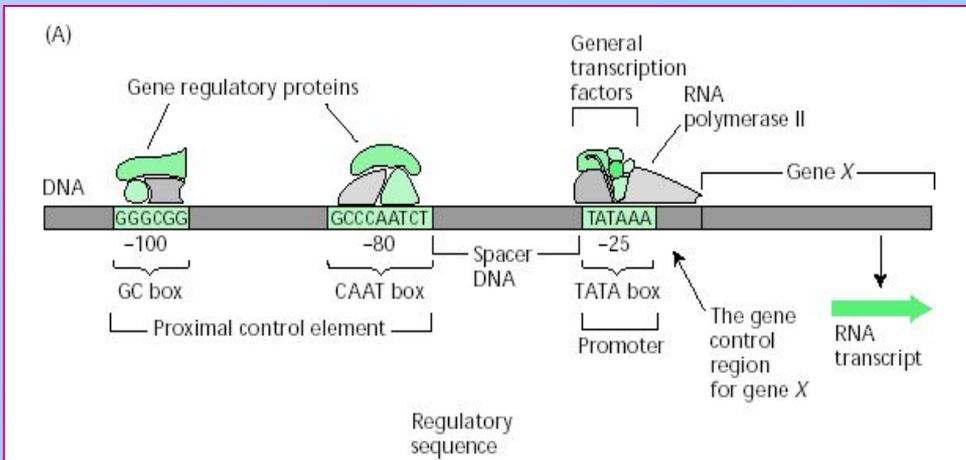
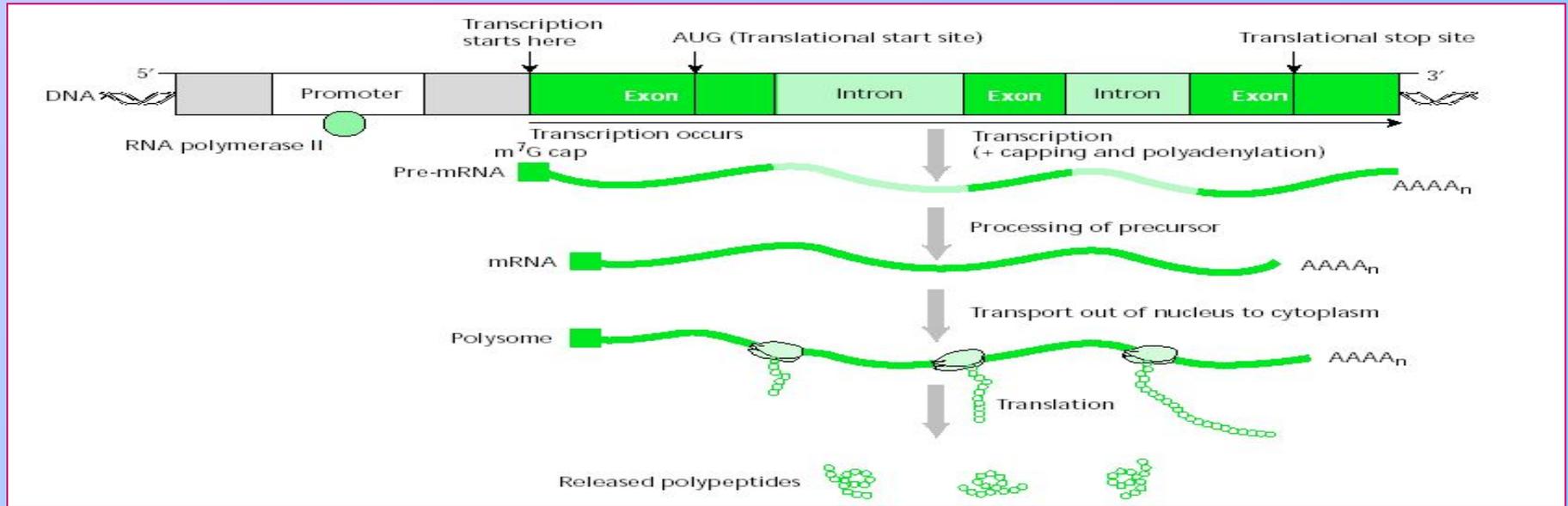
Mammalian nuclear pore complex



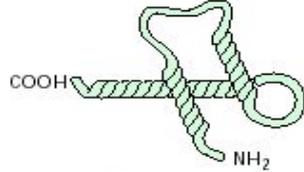
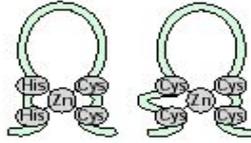
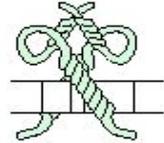
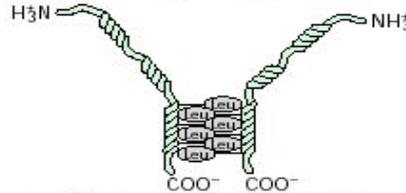
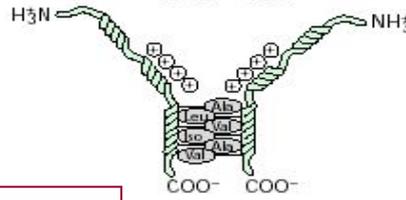
Plant nuclear pore complex

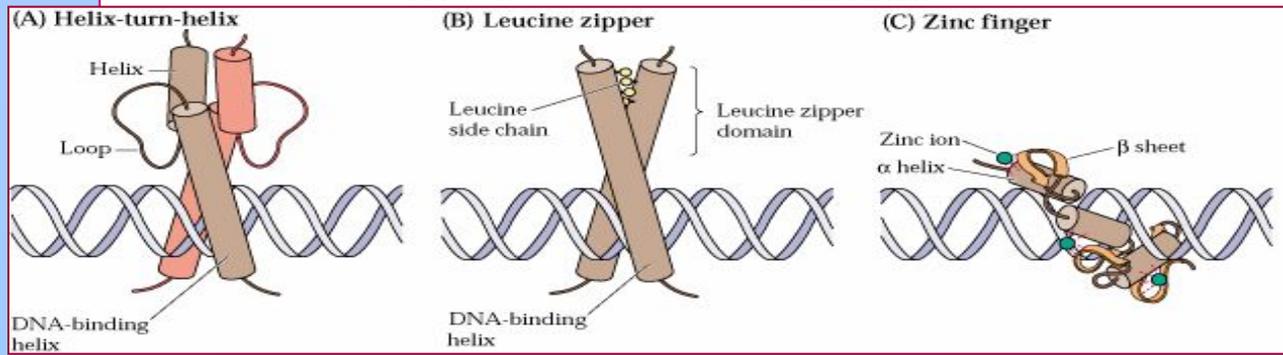


Структура и регуляция работы эукариотического гена



ДНК-связывающие мотивы факторов транскрипции (транс-факторов)

Name	Examples of proteins	Key structural features	Illustration
Helix-turn-helix	Transcription factors that regulate genes in anthocyanin biosynthesis pathway	Two α helices separated by a turn in the polypeptide chain; function as dimers	
Zinc finger	COP1 in <i>Arabidopsis</i>	Various structures in which zinc plays an important structural role; bind to DNA either as monomers or as dimers	
Helix-loop-helix	GT element-binding protein of phytochrome-regulated genes	A short α helix connected by a loop to a longer α helix; function as dimers	
Leucine zipper	Fos and Jun	An α helix of about 35 amino acids containing leucine at every seventh position; dimerization occurs along the hydrophobic surface	
Basic zipper (bZip)	Opaque 2 protein in maize, G box factors of phytochrome-regulated genes, transcription factors that bind ABA response elements	Variation of the leucine zipper motif in which other hydrophobic amino acids substitute for leucine and the DNA-binding domain contains amino acids	



Факторы транскрипции растений (транс-факторы).

- **bZip (basic leucine zipper) – «лейциновая молния» (застежка).**

у растений узнают участок ДНК, содержащий ACGT, три варианта: Hex (CCACGTCA), G (CCACGTGG) или as1 (TGACGTAA) часто работают в виде димеров, в том числе гетеродимеров

- **HD - гомеодомен-содержащие белки**

у растений узнают участок ДНК, содержащий TCCT или GATC

- **MADS-белки (белки, содержащие MADS-бокс)**

у растений узнают участок ДНК, содержащий 10-нуклеотидный фрагмент CC(A/T)₆GG. Работают в виде гомо- или гетеродимеров

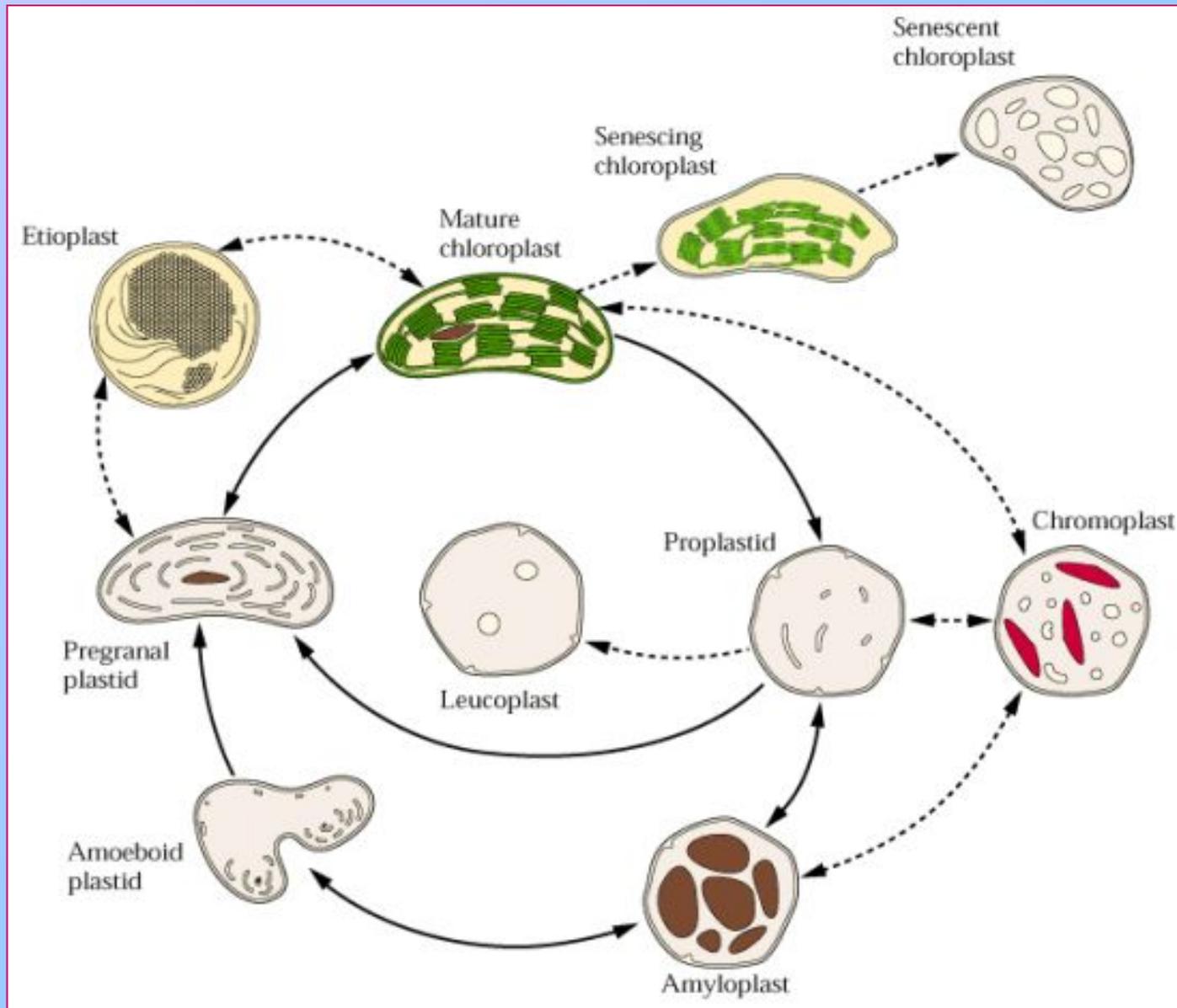
- **HD-Zip (у арабидопсиса, морковки)**

у растений узнают участок ДНК, содержащий 9 нуклеотидов
CAAT(A/T)ATTG
(G/C)

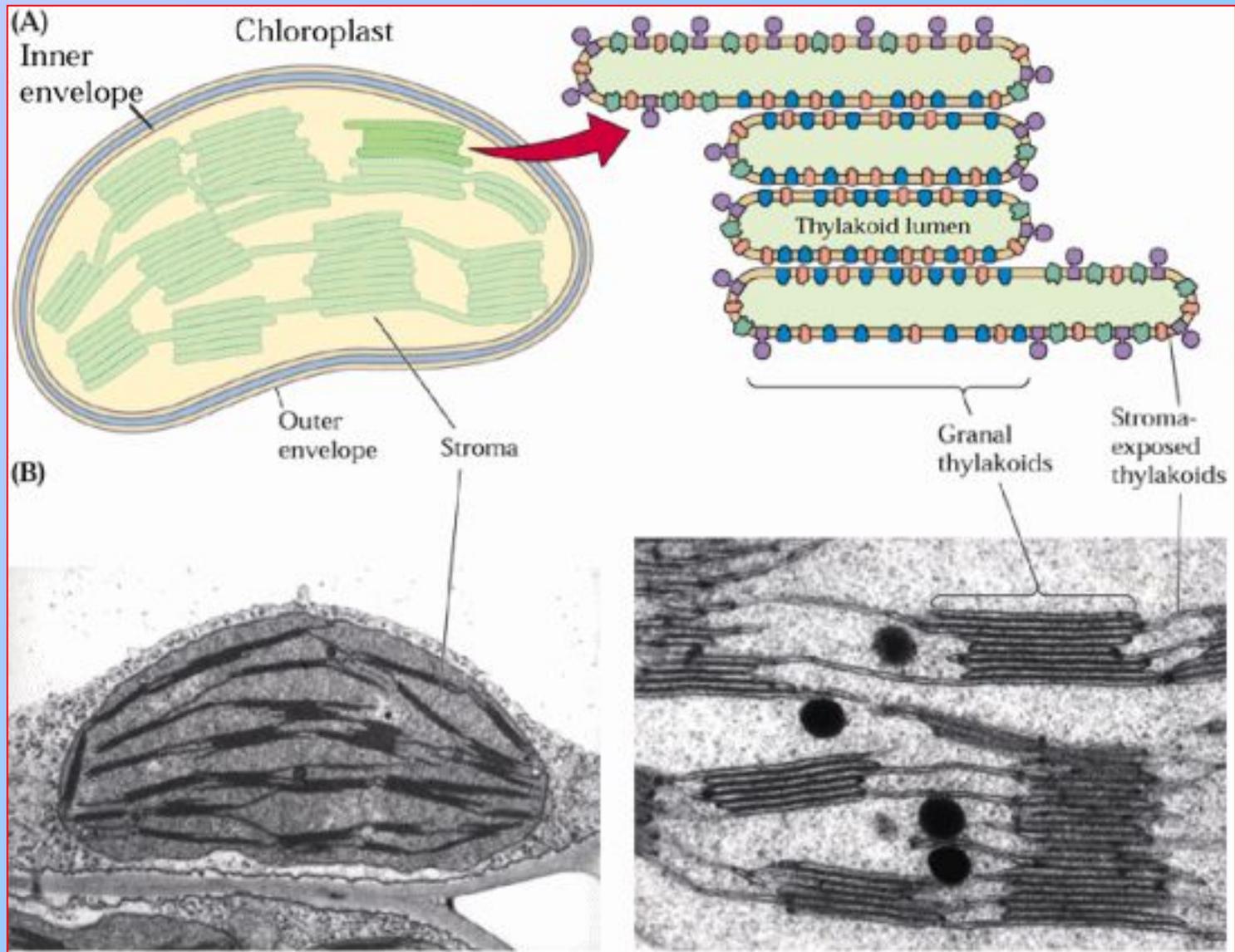
Некоторые особенности ядерного генома растений

- **Размер:** от $\sim 10^8$ тпн (*Arabidopsis*) до 10^{10} (бобы) – 10^{11} (*Fritillaria*) тпн
- **Большое количество повторов** – до 70% (горох).
Низко- и средние – до 1000 копий, высоко- до 1 000 000 копий
- **Теломерная ДНК** (для растений: повторы TTTTAGGG) **есть не всегда**
- **Большое количество генов с высокой гомологией бактериальным** (до 50% по аминокислотному составу белка)
- **Более высокий уровень метилирования** (30% цитозинов генома пшеницы, у животных – не более 7%). Другая схема метилирования – не только CpG, но и CpXpG, возможно метилирование по A.
- **Измененные сигналы полиаденилирования** (часто их два – FUE: UUGUA, -80-190 нукл. от места поли-A, NUE: AAUAAA, - 40 н.
- **Codon usage:** разная эффективность использования разных триплетов
Однодольные «предпочитают» ХХС/G, часто - ХСG и редко – ХТА (в сравнении с двудольными видами).
- **Два типа транспозонов:** ретротранспозоны (вероятно, остатки ретровирусов) и ДНК- транспозоны, преимущественно у с/х растений

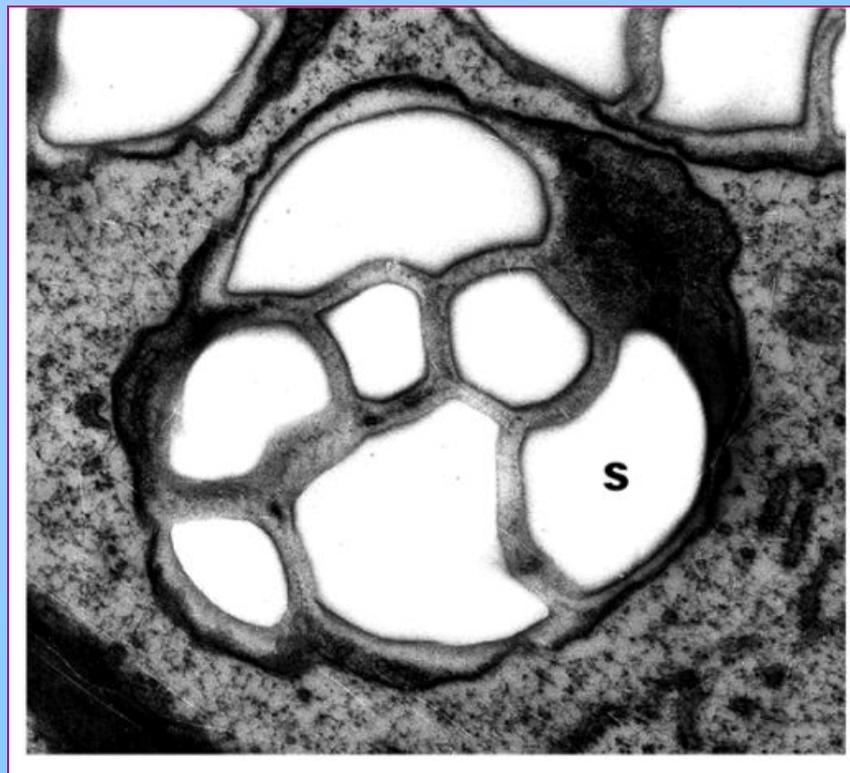
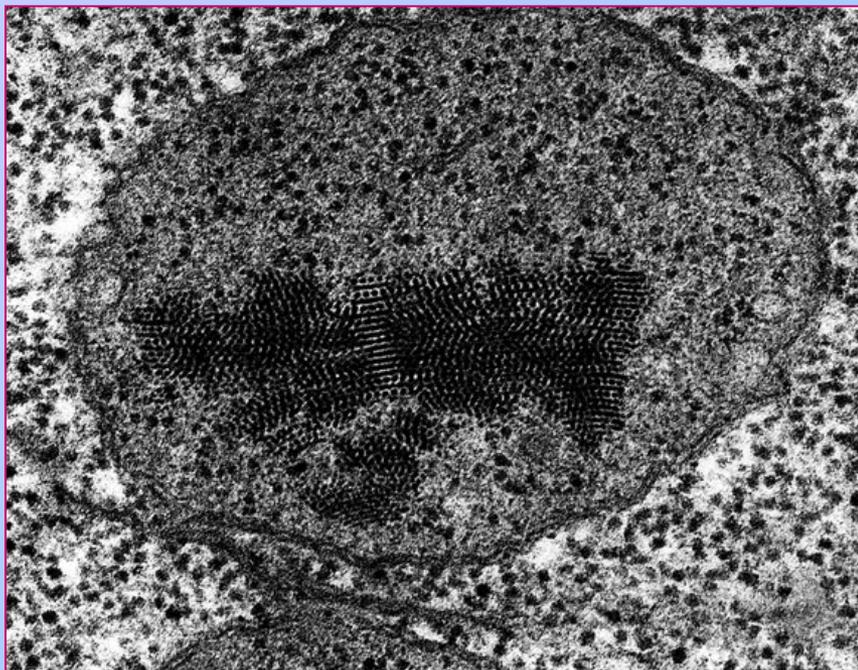
Взаимопревращения пластид контролируются ядерным геномом



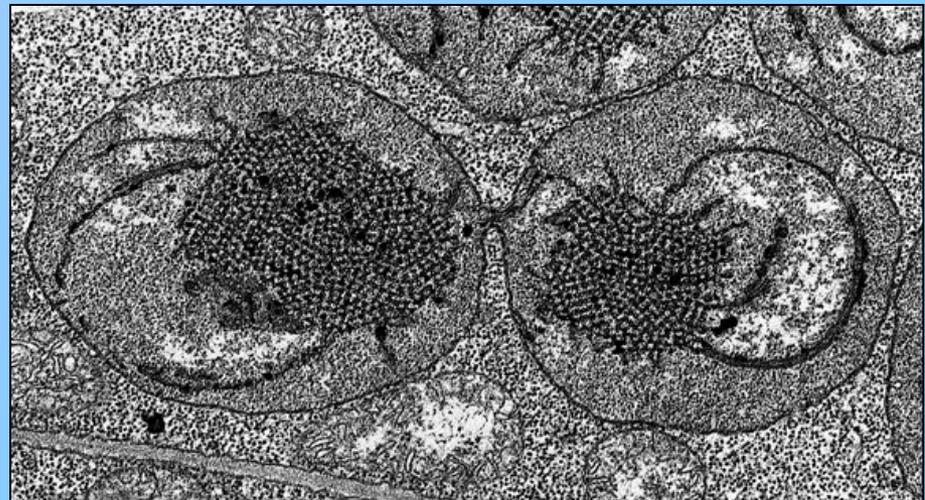
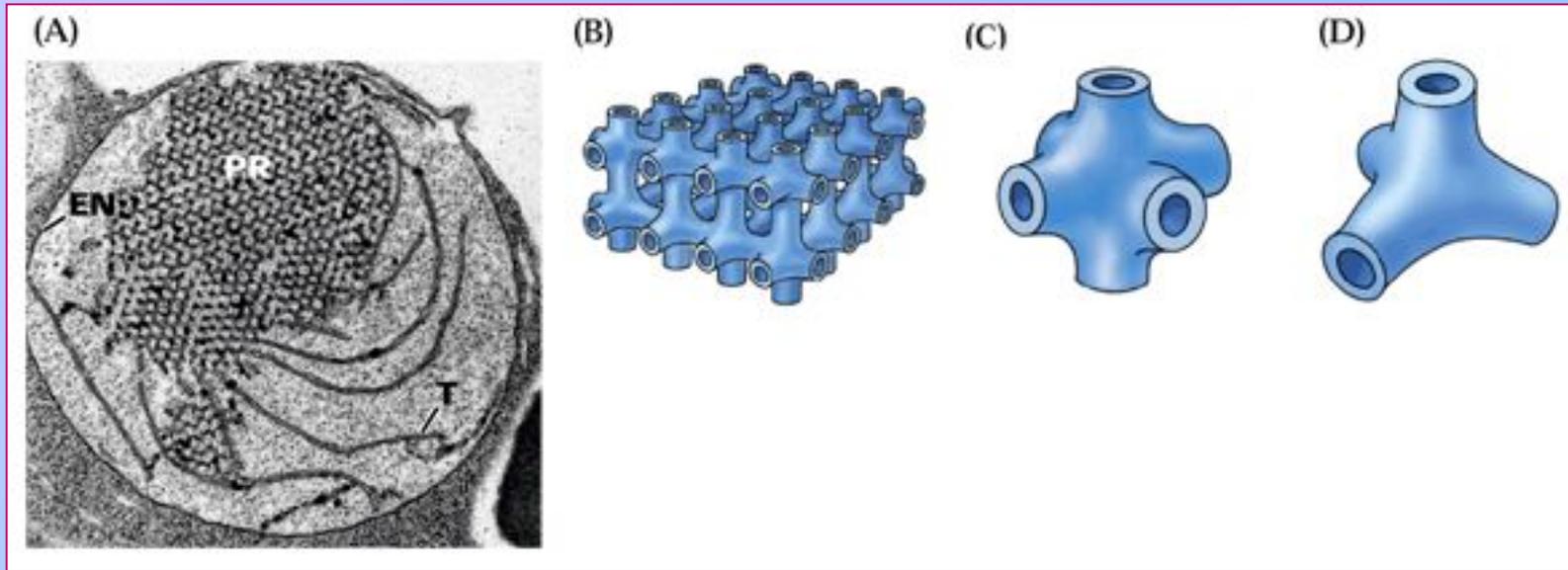
Хлоропласт – «главный» представитель пластид



Фитоферритин в пропластидах мезофилла сои, амилопласт

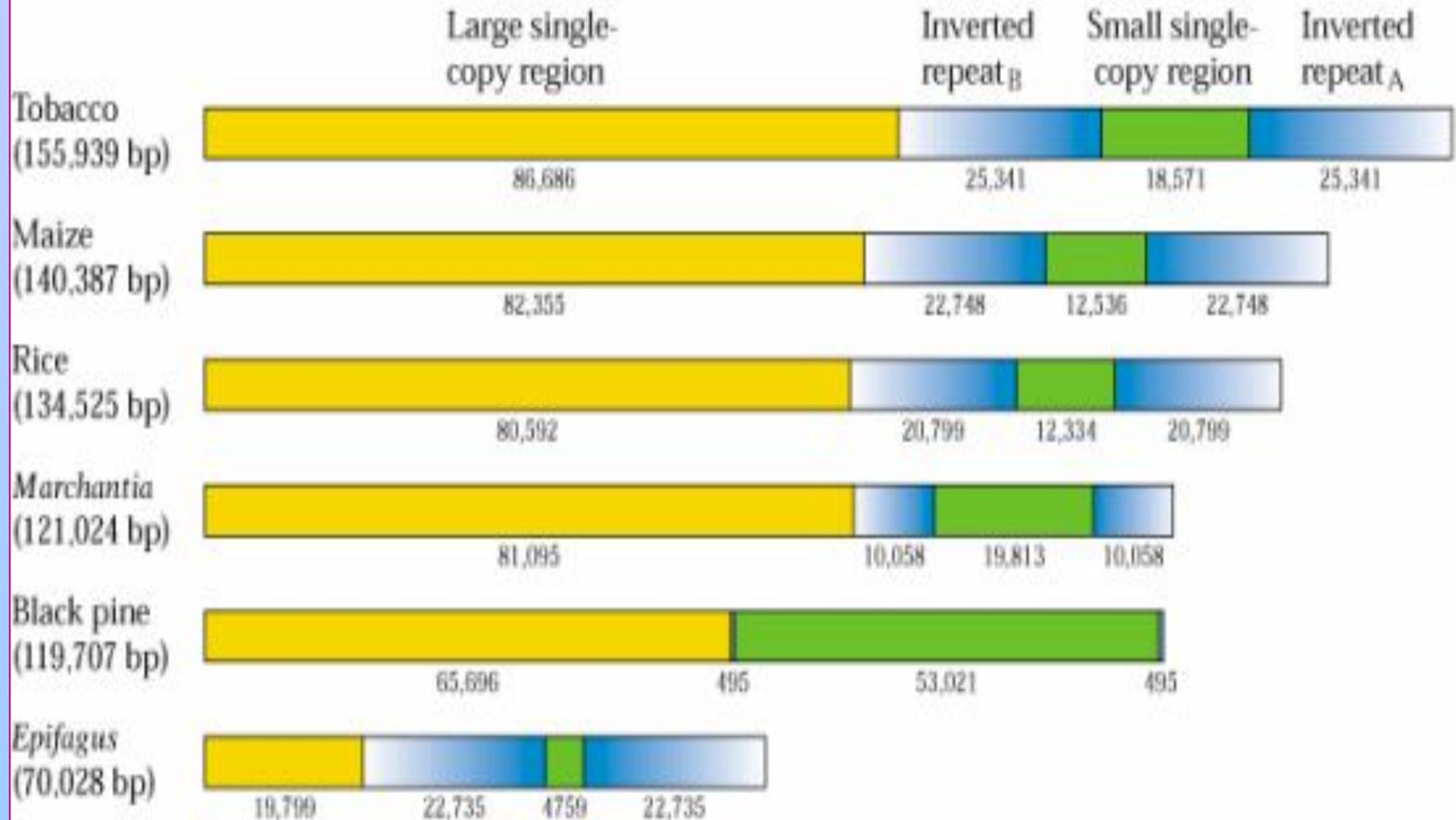


Этиопласт: структура проламеллярного тела, формирование хлоропласта



Структура хлоропластного генома разных видов растений

(B)



Сходства и отличия хлоропластного генома и белоксинтезирующей системы от бактериальных

Сходства:

- Кольцевая ДНК
- Содержание G/C аналогично бактериальному (36-40%)
- ДНК не связана с гистонами
- Прокариотический мотив в промоторах генов
- Полицистронное считывание мРНК
- 70S рибосомы
- Синтез белка начинается с N-формилметионина
- Синтез белка ингибируется хлорамфениколом

Различия

- Наличие интронов, сплайсинга, в том числе транс-сплайсинга
- Метилирование ДНК
- Редактирование мРНК

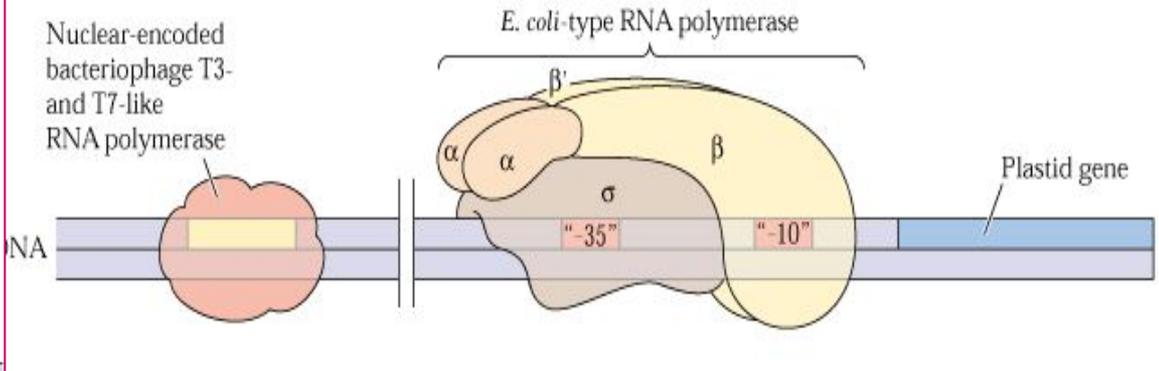
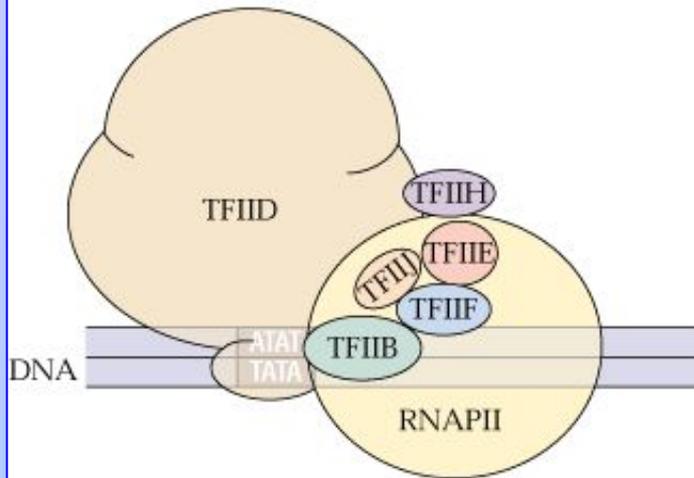
Гены хлоропластов

- 1. Транскрипция.** 4 гена субъединиц пластидной РНК-полимеразы (*rpo*)
- 2. Синтез белка.** - 4 гена рРНК (оперон *rrn*)
 - около 20 генов белков пластидных рибосом (*rpl/rps*)
 - около 30 генов тРНК (*trn*)
- 3. Фотосинтез.** - 6 генов белков фотосистемы I (*psa*)
 - 14 генов белков фотосистемы II (*psb*)
 - 6 генов ЭТЦ фотосинтеза (*pet*)
 - 6 генов пластидной АТФ-зы (*atp*)
 - ген большой субъединицы Рубиско (*rbcL*)
- 4. Около 20 генов с другими функциями**
 - гены пластидной НАД Н-дегидрогеназа,
 - гены биосинтеза жирных кислот и др.

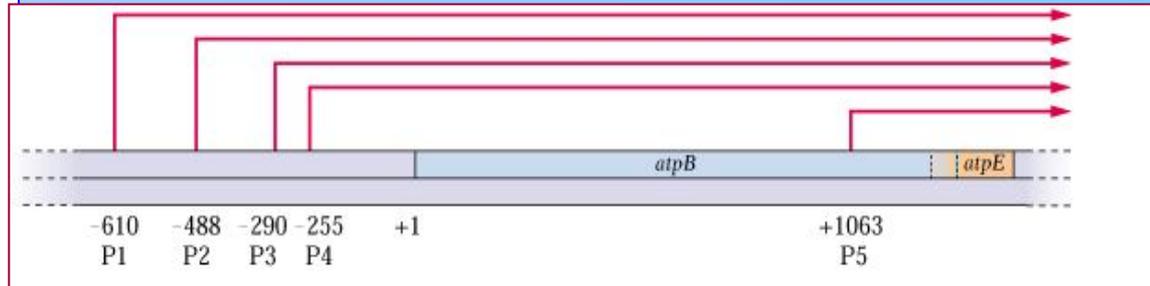
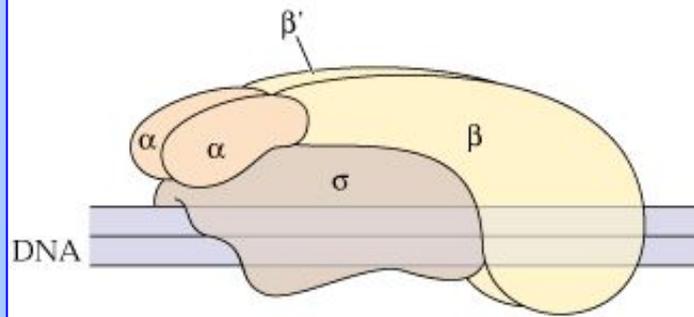
**Всего: 110 - 120 генов, из них около 40 – «рабочих»
и около 60 – «домашнего хозяйства».**

Эукариотическая, бактериальная и пластидные РНК-полимеразы, множественность промоторов хлоропластных генов

Eukaryotic RNA polymerase

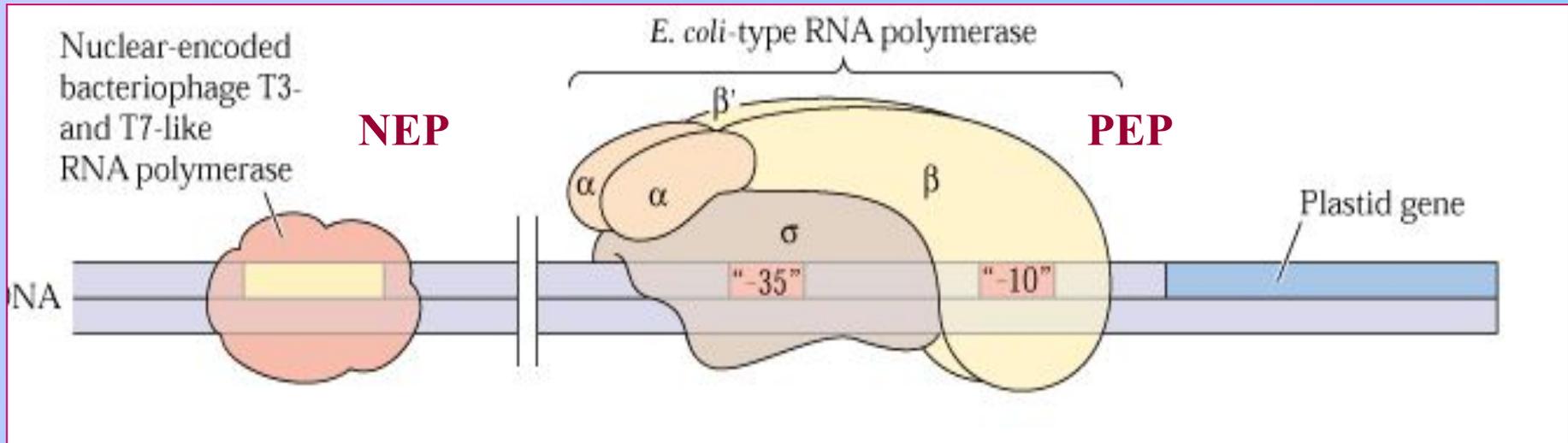


E. coli RNA polymerase



1. Гены со стандартными эубактериальными промоторами (почти все «рабочие» гены). Собственная РНК-полимераза пластид
2. Гены с неканоническими промоторами (гены РНК-полимеразы пластид). РНК-полимераза фагового типа, кодируемая в ядре.
3. Гены с универсальными промоторами (гены «домашнего хозяйства»). Обе РНК-полимеразы

PEP – кодируемая в пластидном геноме и **NEP** – кодируемая в ядре
РНК-полимеразы,



PEP: α и β- субъединицы кодируются в пластидном геноме.
σ – фактор и TF – факторы кодируются в ядре (всего 6 генов)

NEP: один полипептид, ~ 110 kDa. 3 типа NEP кодируются в ядре:

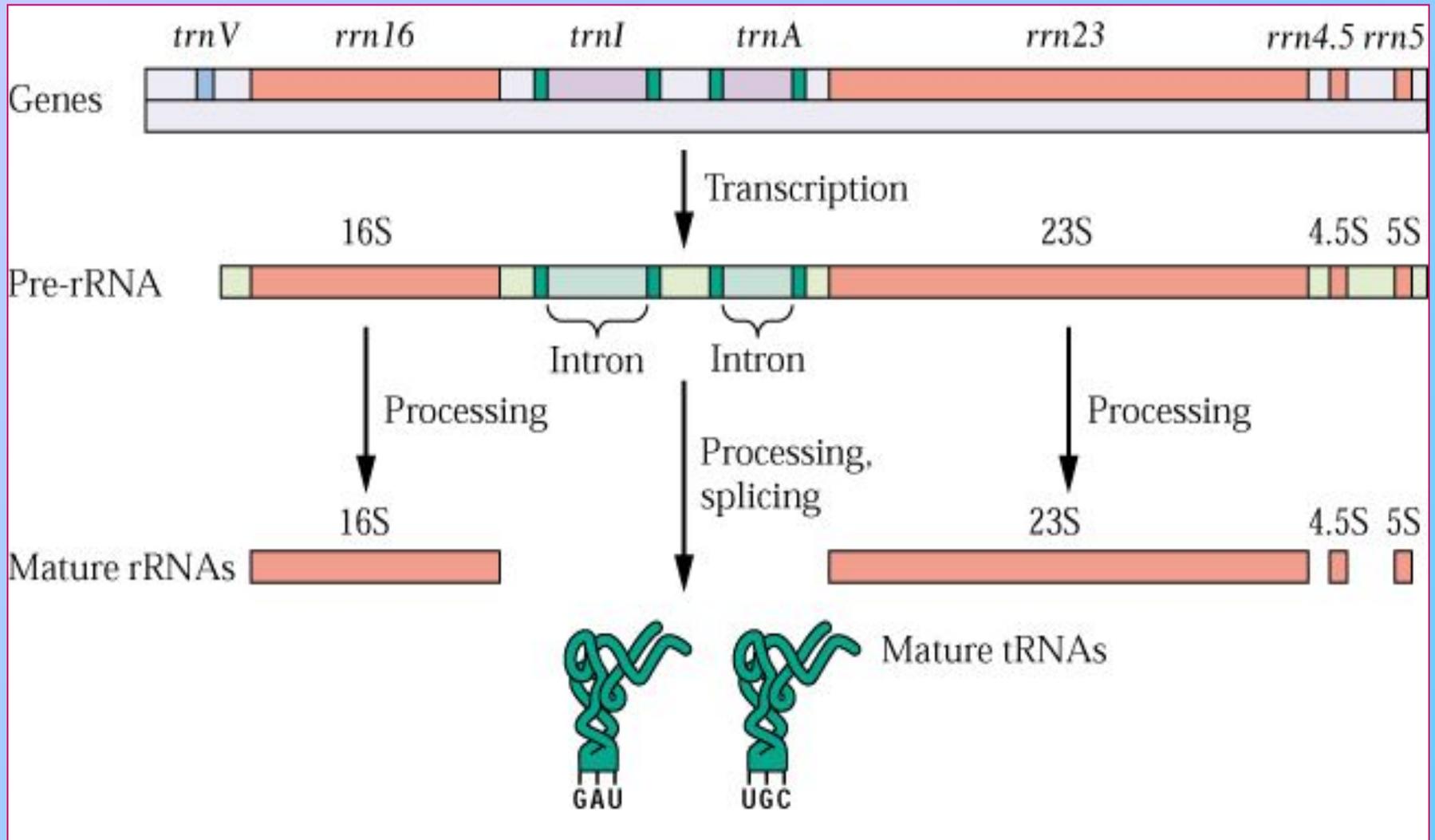
- RpoTr – транспорт в пластиды. Активируется светом.
- RpoTm – транспорт в митохондриии
- RpoTmr – транспорт в обе органеллы. У однодольных, похоже, RpoTmr нет.

Активность в разных органах растения различна.

Например, RpoTm – в меристемах активна, RpoTr – нет.

В цветке RpoTr активна везде, кроме рыльца, где активна RpoTm

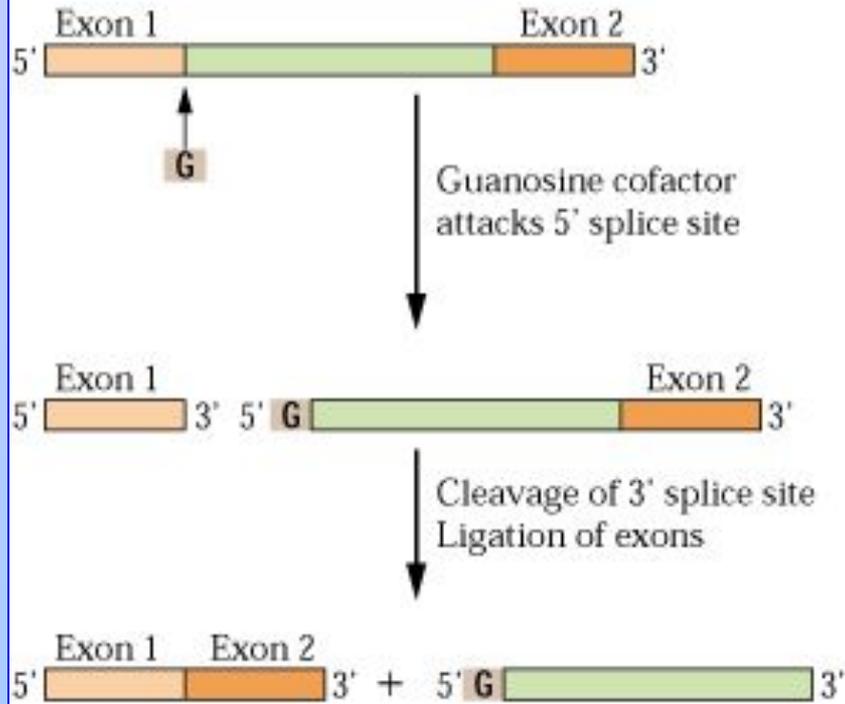
Процессинг хлоропластной пре-рРНК растений



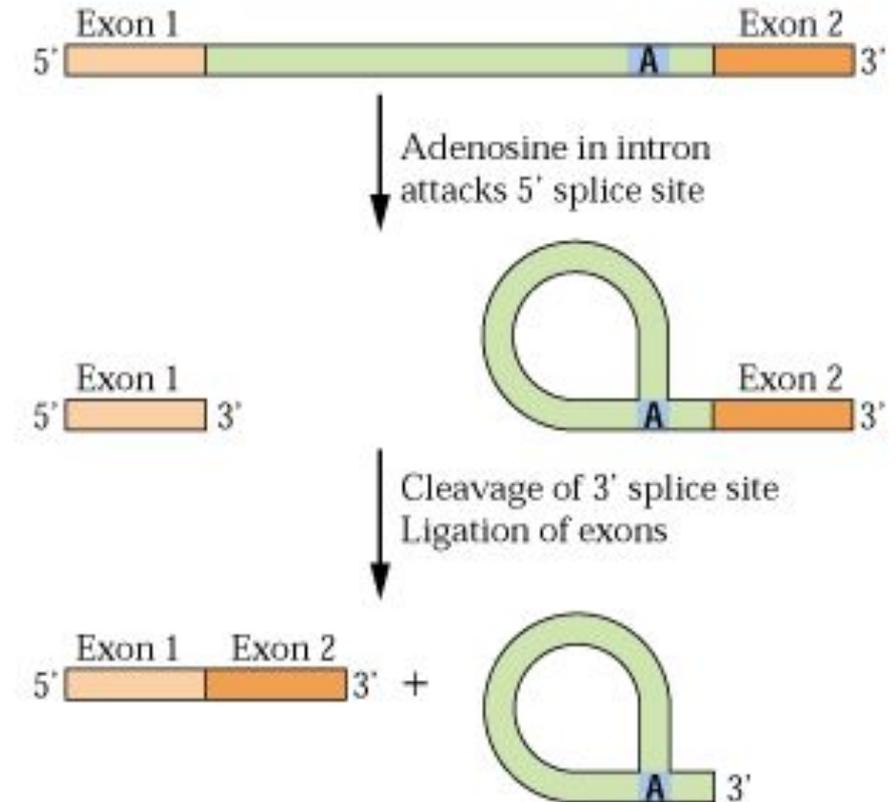
Кстати, такой же порядок генов (*rrn16–trnI–trnA–rrn23*) характерен и для цианобактерий

Автосплайсинг хлоропластных РНК с интронами двух типов

(A) Group I



(B) Group II



Структуры зрелой пластидной и ядерной иРНК.

Полиаденилирование выполняет для них функции с точностью до обратного...



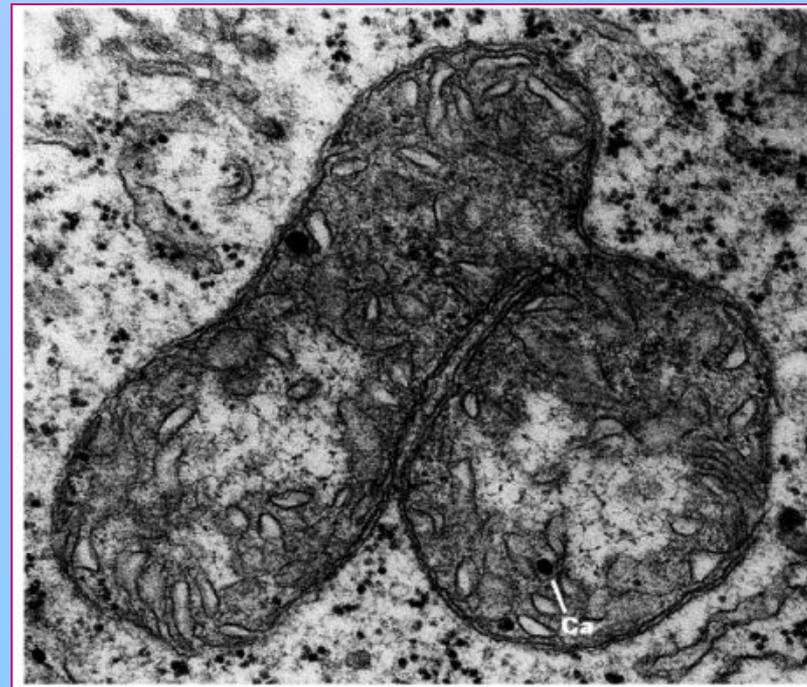
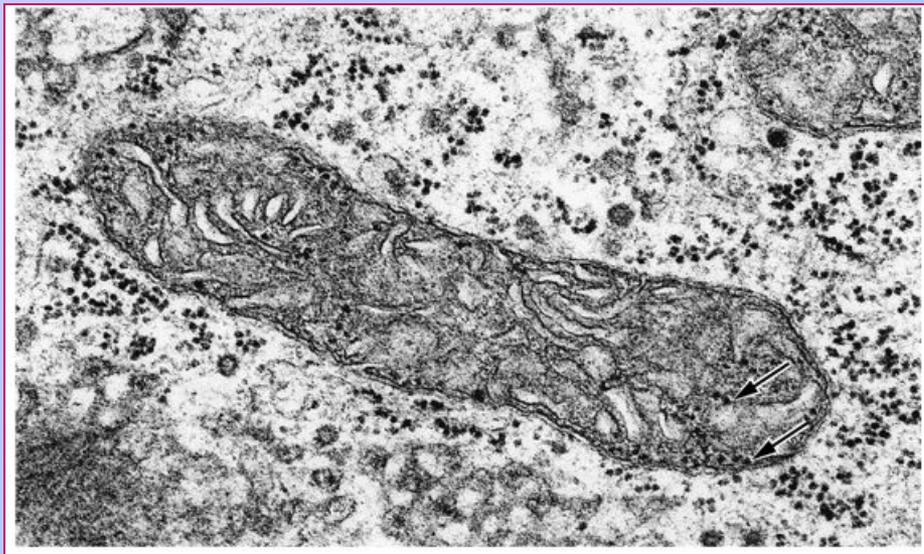
Для стабильности пластидной РНК необходима «шпилька» на 3'-конце и постоянная «работа» (связывание с рибосомами с 5'-конца). Это защищает 3' и 5'-конец РНК от рибонуклеаз.. В то же время, 3'-шпилька в определенных условиях (например, в темноте) может служить сигналом для атаки рибонуклеаз. Таким же сигналом может служить и полиаденилирование 3'-конца пластидной РНК....

Функции пластид

- **Фотосинтез – NB**
- **Синтез:** все жирные кислоты, многие аминокислоты, синтез пуринов и пиримидинов, альтернативный путь синтеза изопреноидов (в том числе в спецпластидах – лейкопластах), шикиматный путь (параллельно цитозолю)
- **Восстановление** нитритов, сульфатов
- **Запас** (крахмал) – временный (хлоропласты), долгосрочный (амилопласты)
- **Экологические** – окраска плодов, цветков (хромопласты – каротиноиды).

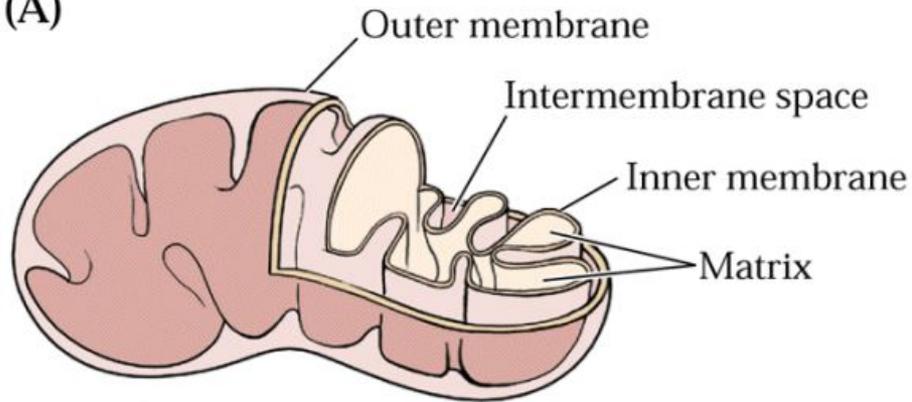
**Пластиды – «фабрика горячих и вредных производств»
растительной клетки**

Растительные митохондрии имеют разнообразный размер и форму



Строение митохондрии и пресиквенс для транспорта белков

(A)

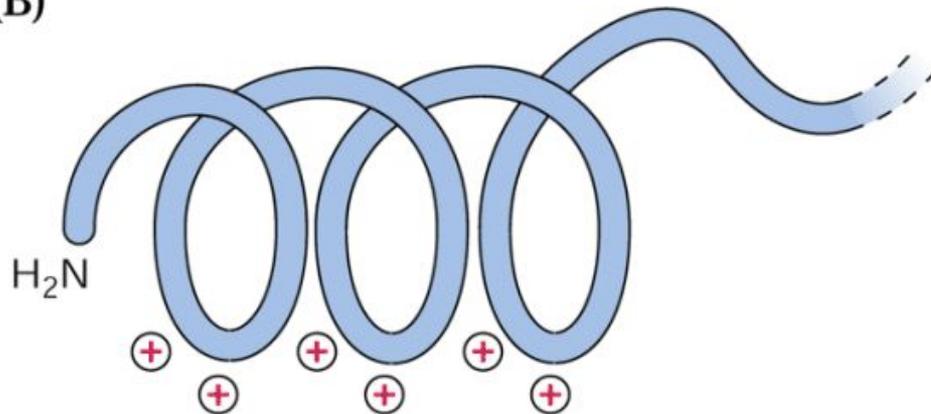


В. Пресиквенс – положительно заряженная амфипатическая α -спираль.

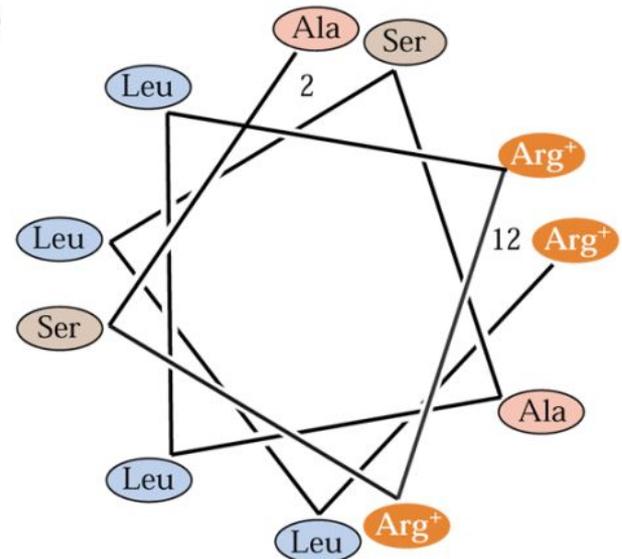
С. 12 аминокислот, формирующие пресиквенс (α -спираль) у β -субъединицы АТФ-зы табака. Вид «с торца»

Гидрофобные аминокислоты (Ala, Leu) расположены с одной стороны спирали, тогда как заряженные аминокислоты (Arg) – с другой.

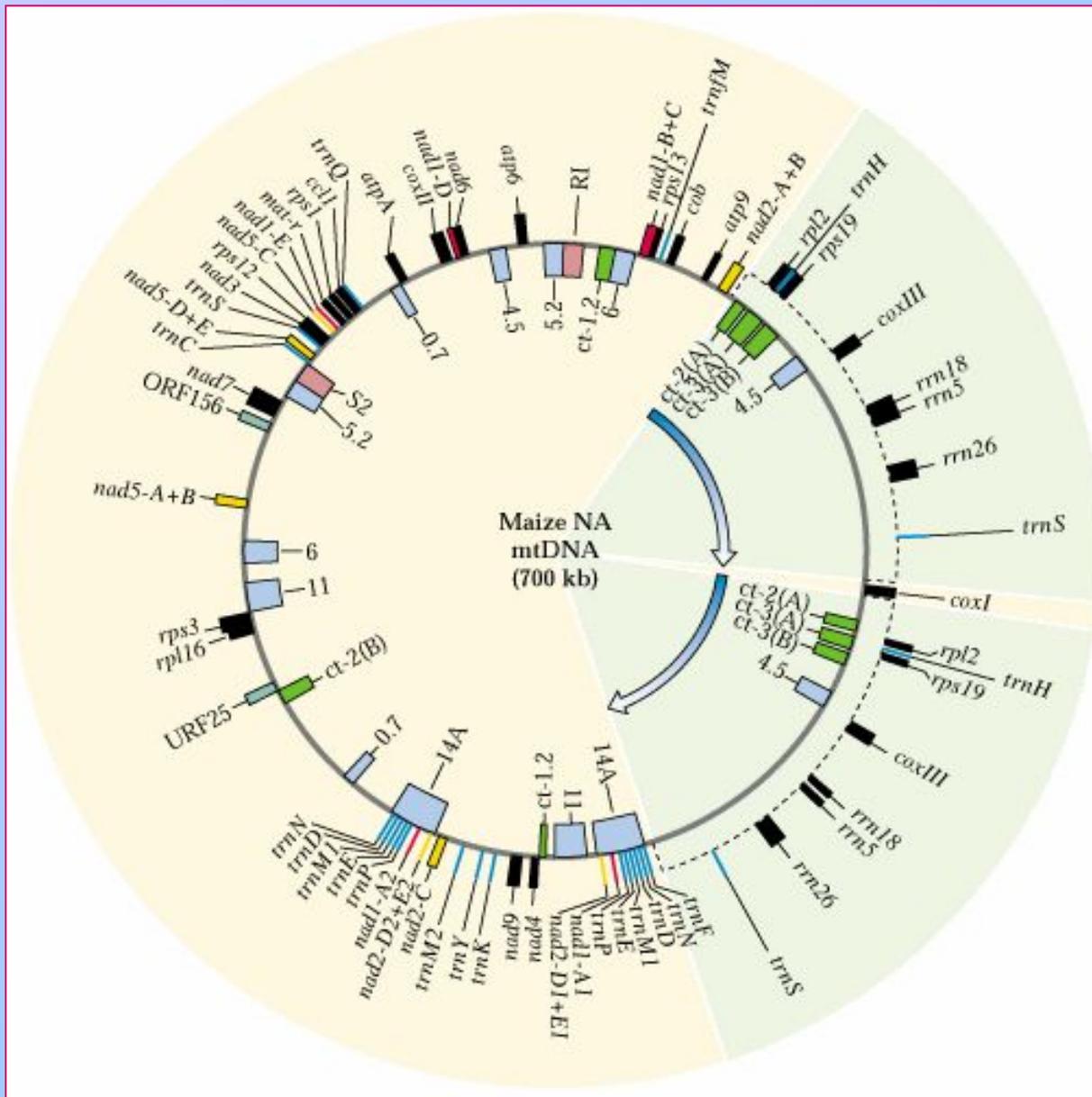
(B)



(C)



Предполагаемая структура «мастер-хромосомы» митохондрий кукурузы



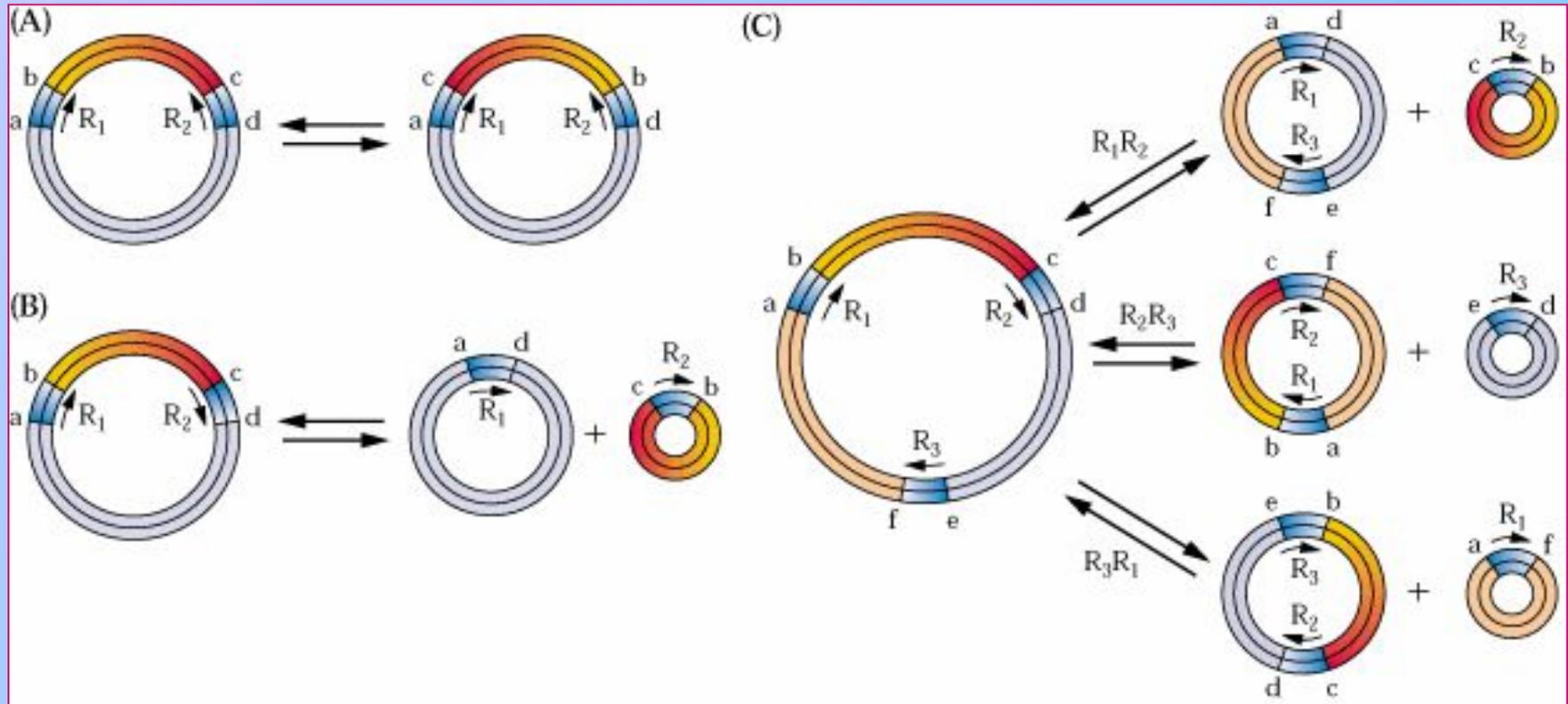
Митохондриальный геном растений имеет самый большой размер среди всех эукариотических клеток, но состоит в основном из неработающей ДНК.

Размер от 200 kb (*Oenothera*) до 2600 kb (*Cucumis melo*)

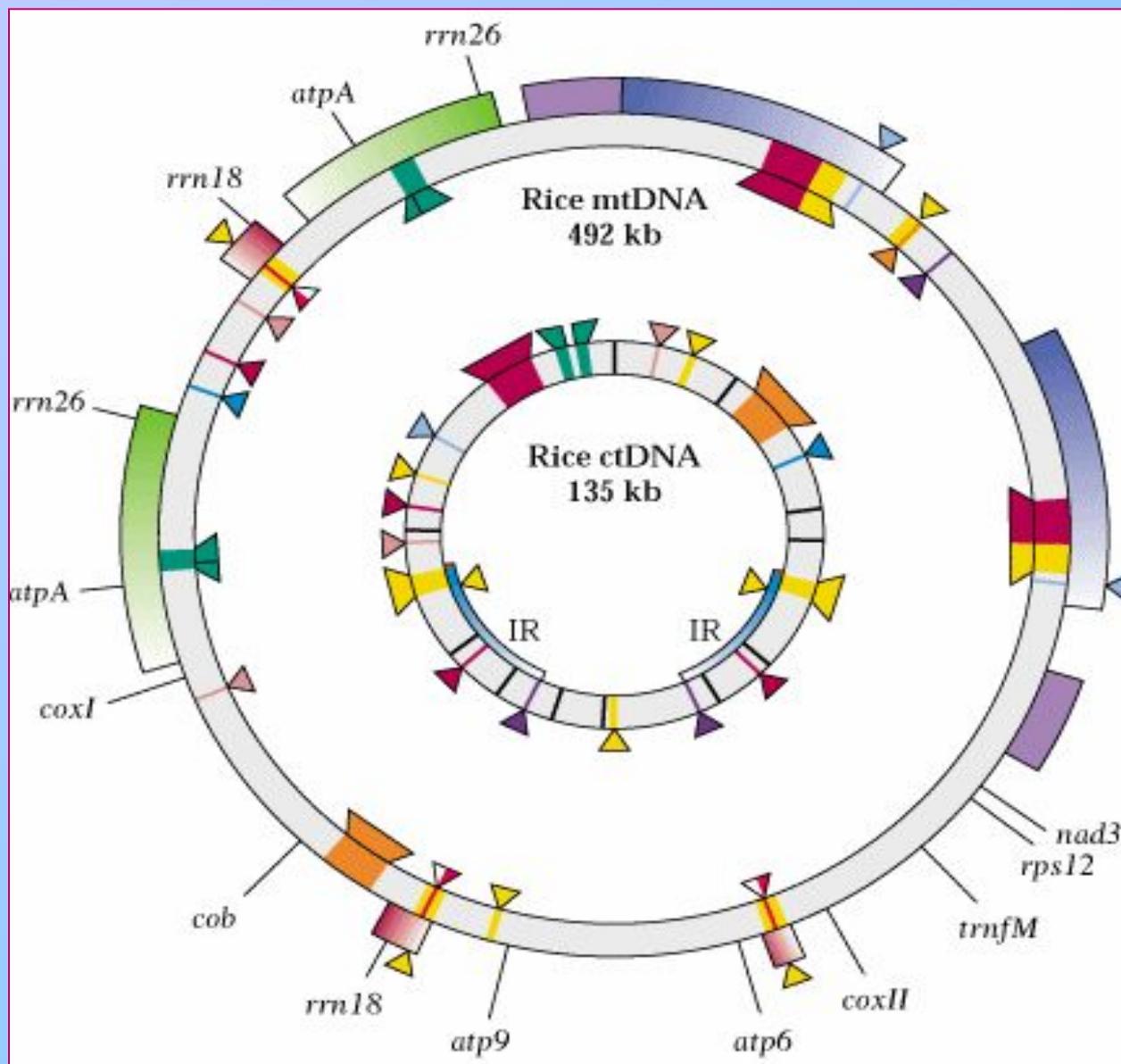
Структура тоже весьма специфична – набор кольцевых и линейных плазмид разного размера.

Почему?

Множество кольцевых молекул митохондриальной ДНК растений – результат гомологичных рекомбинаций по повторам.



Сопоставление хлоропластного и митохондриального геномов риса.



Гены митохондрий

1. Синтез белка. - 3 гена рРНК (оперон *rrn*)

- 10 генов белков пластидных рибосом (*rpl/rps*)
- 16 генов тРНК (*trn*) – **не хватает! – импорт!**

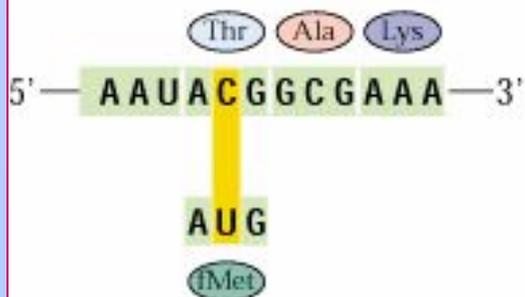
2. Дыхание - 9 генов белков НАД Н дегидрогеназы (*nad*)

- ген апоцитохрома b (*cob*);
- 5 генов белков биосинтеза цитохрома с (*ccb*)
- 3 гена субъединиц цитохромоксидазы (гены *cox*).
- 3 гена субъединиц сукцинатдегидрогеназы (*sdh*)
у печеночников
- 4 гена АТФ-синтазы (*atp*)

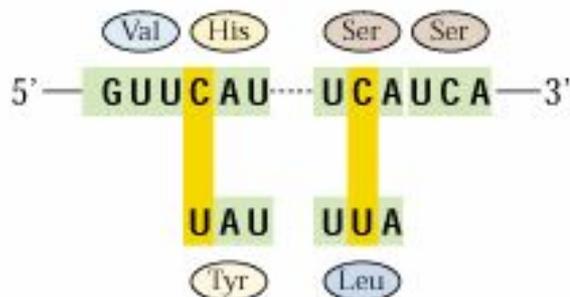
**Всего: около 50 генов (у печеночных мхов – более 100) ,
из них около 20 - «рабочих» и около 30 - «домашнего хозяйства».**

Варианты редактирования хлоропластных и митохондриальных РНК растений

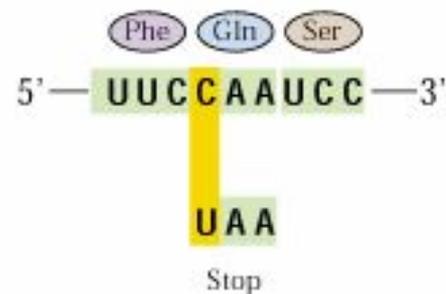
(A) Creation of initiation codon



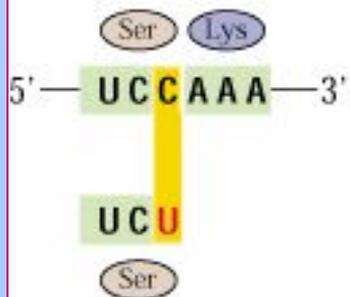
(B) Amino acid changes



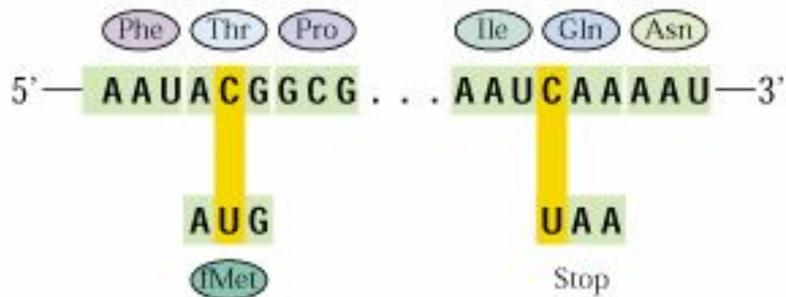
(C) Creation of a stop codon



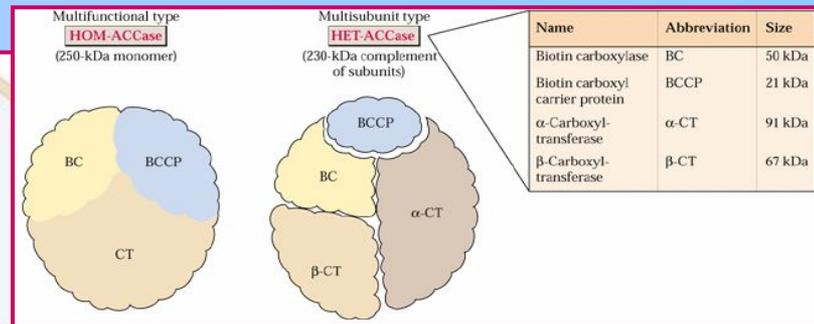
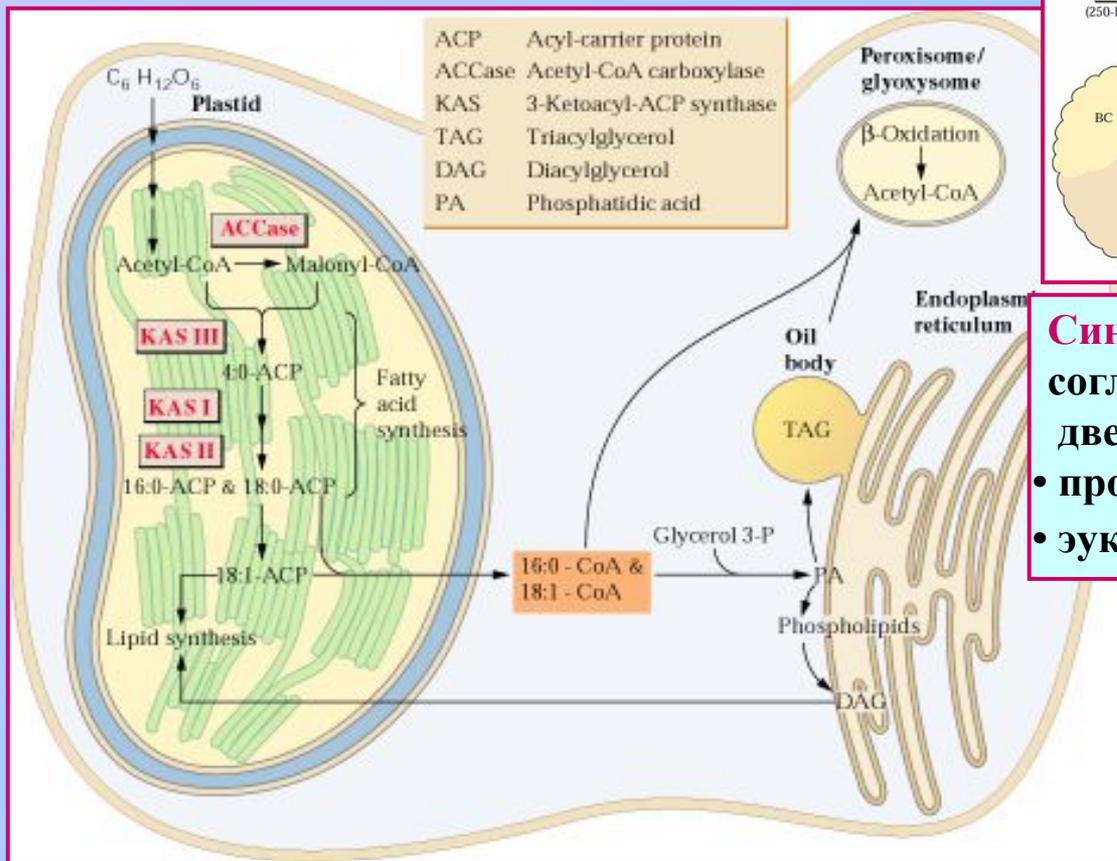
(D) Silent editing



(E) Creation of both initiation and stop codons



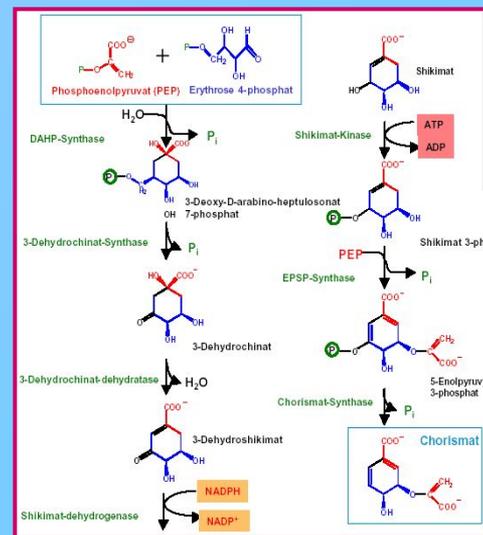
Метаболизм растительной клетки - причудливое сочетание работы прокариотических и эукариотических систем



Синтез жирных кислот:
 согласованная работа многих органелл;
 две ацетил-КоА-карбоксилазы:

- прокариотического типа в пластидах,
- эукариотического – в цитозоле.

Синтез флавоноидов:
 параллельная работа шикиматного пути в пластидах и цитозоле



**Два пути синтеза изопреноидов в растениях:
«мевалонатный» в цитозоле и «альтернативный» в хлоропластах**

