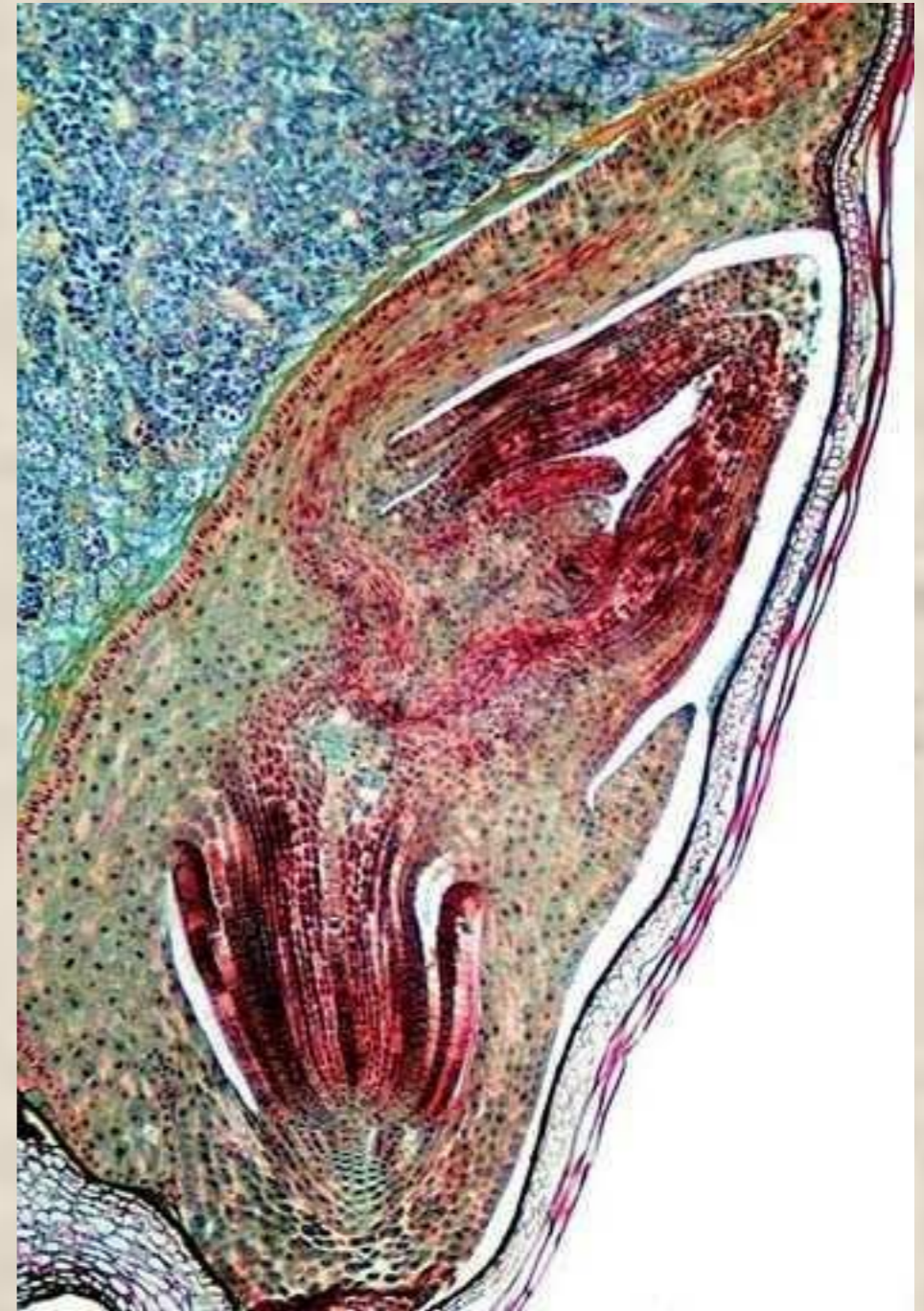
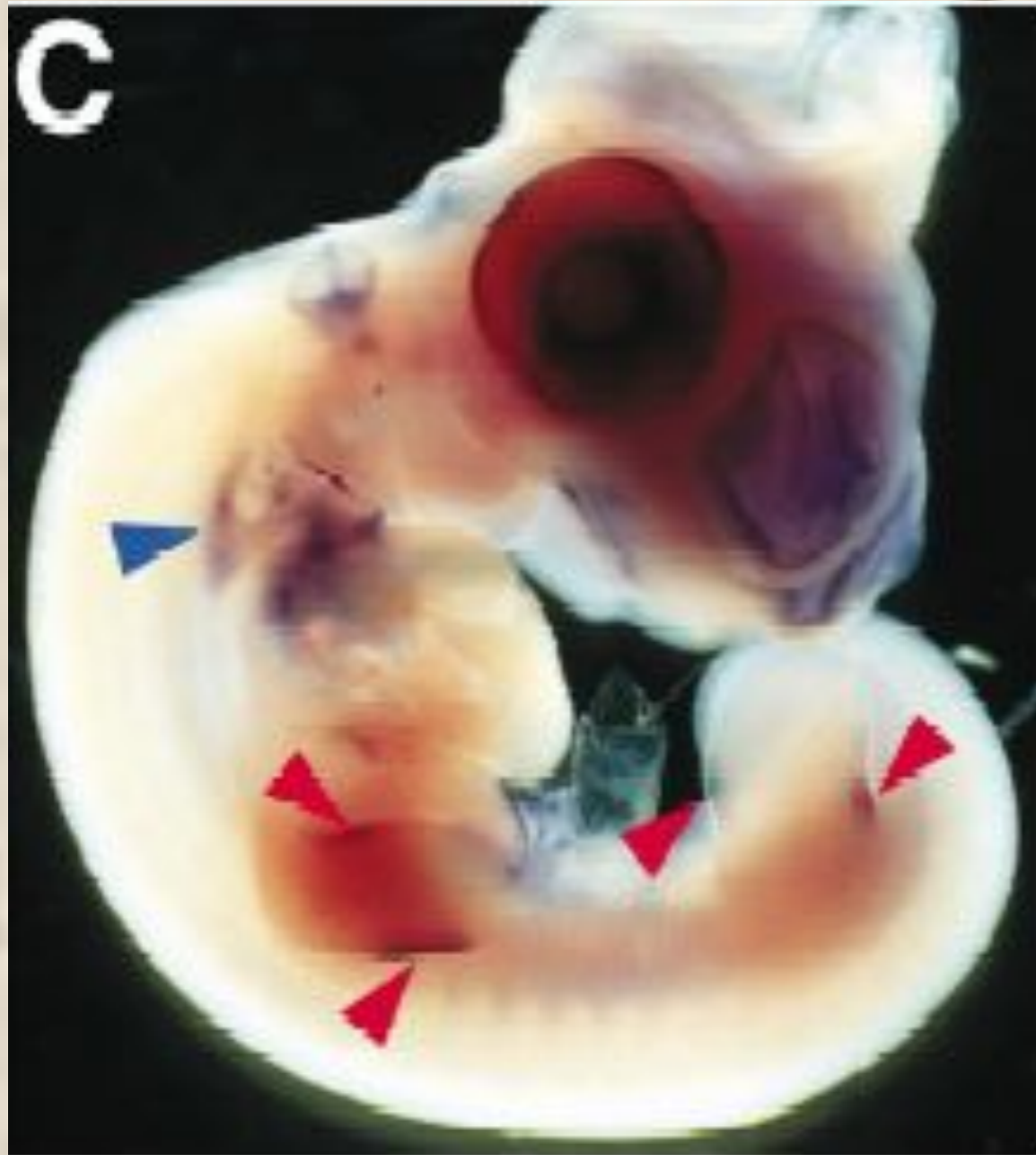


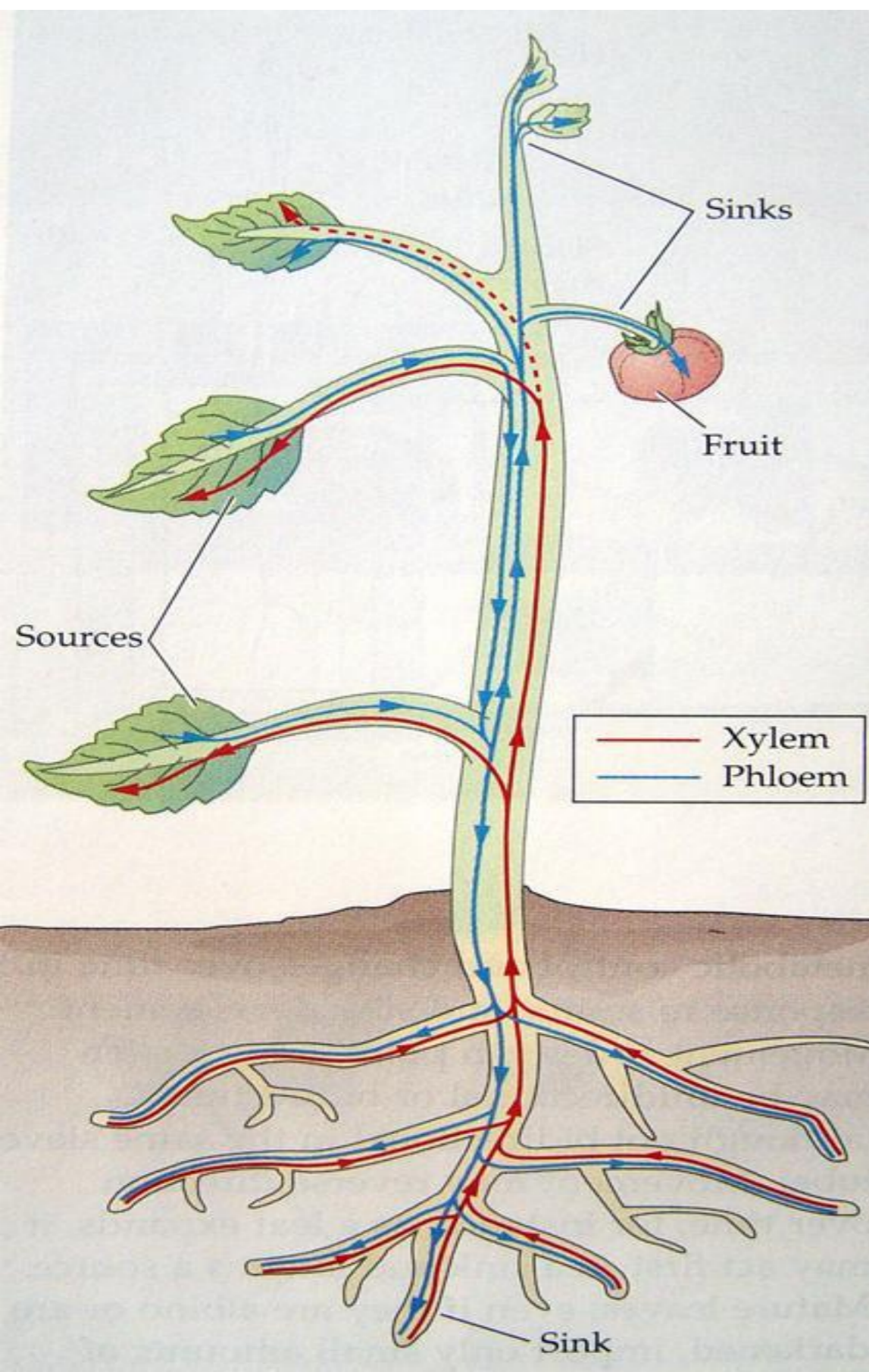
Открытый рост как основное отличие растений от животных . Клеточные и молекулярные аспекты функционирования апикальных и латеральных меристем.



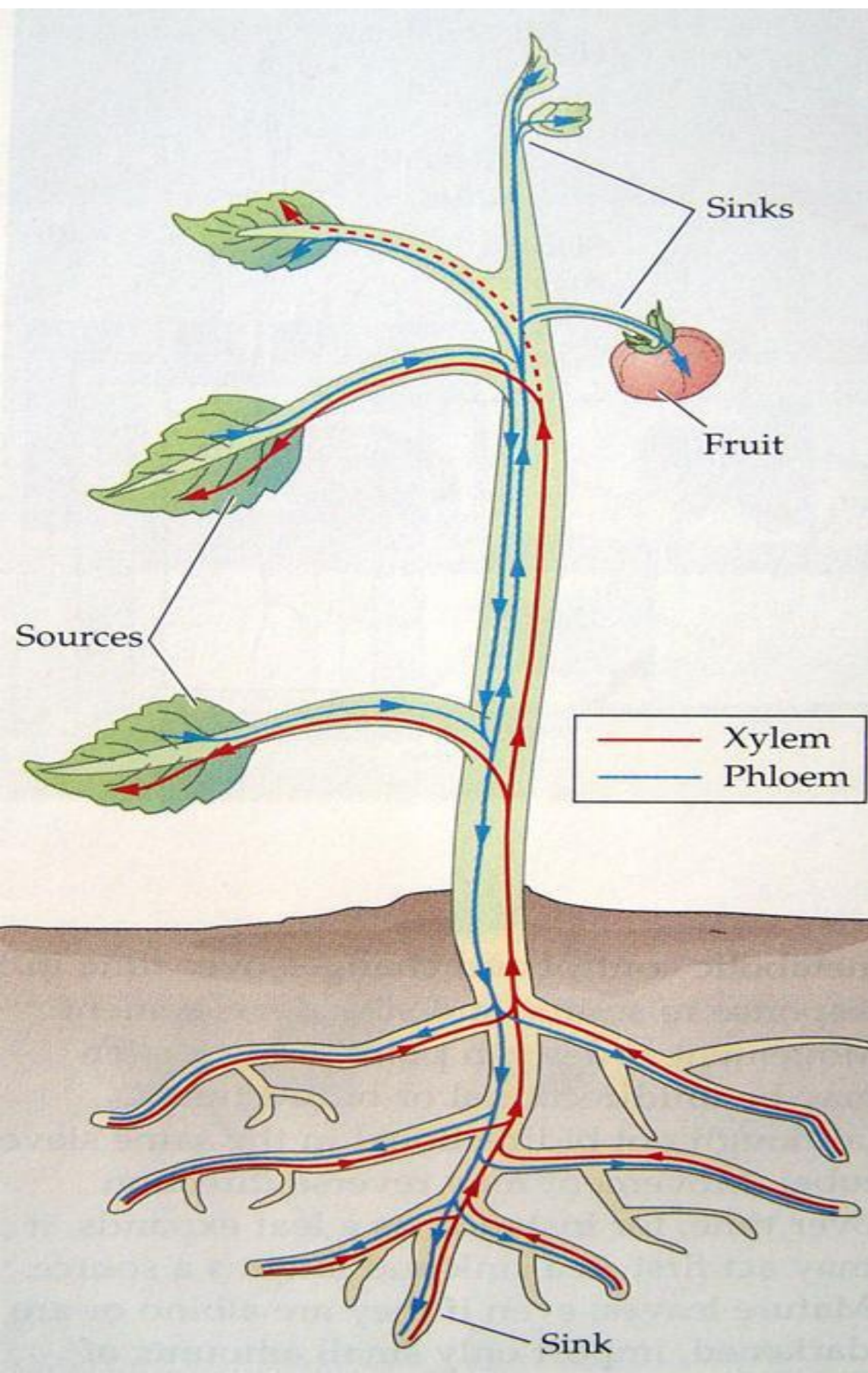
Надклеточная организация растений.

1. Система дальнего транспорта

Проводящие ткани. Ксилема. Флоэма. Местоположение: непрерывная сеть внутри побеговой и корневой систем.



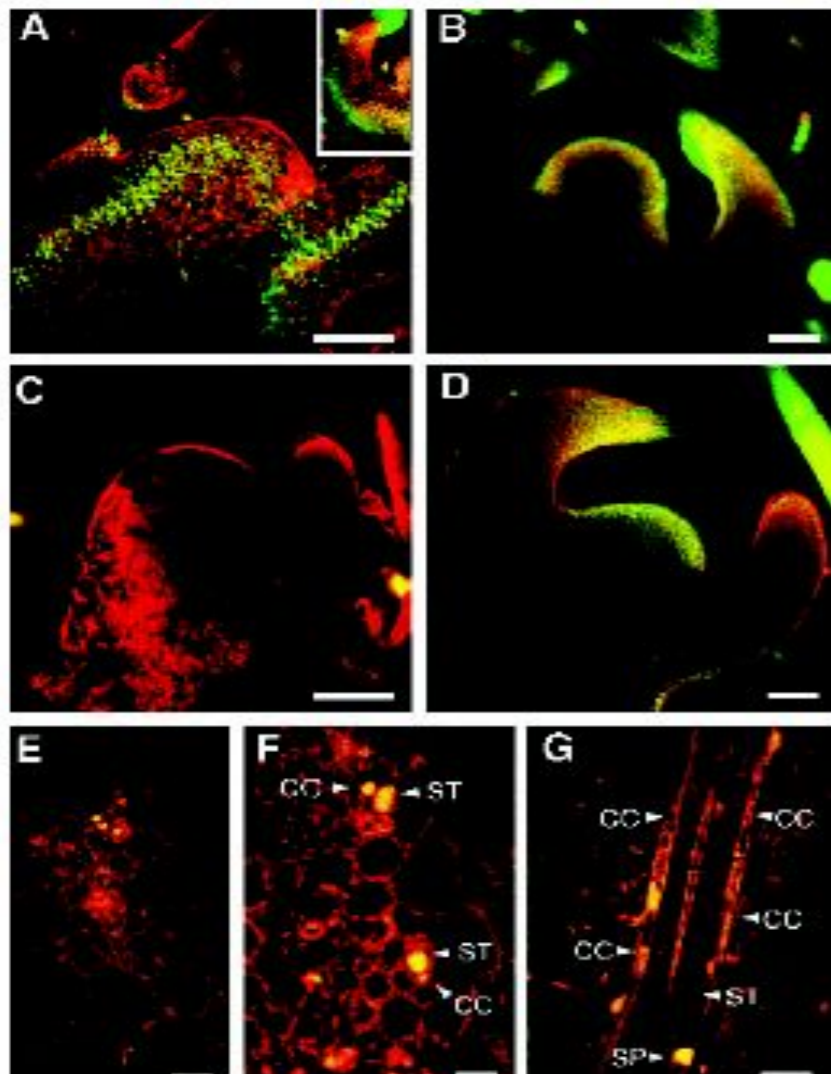
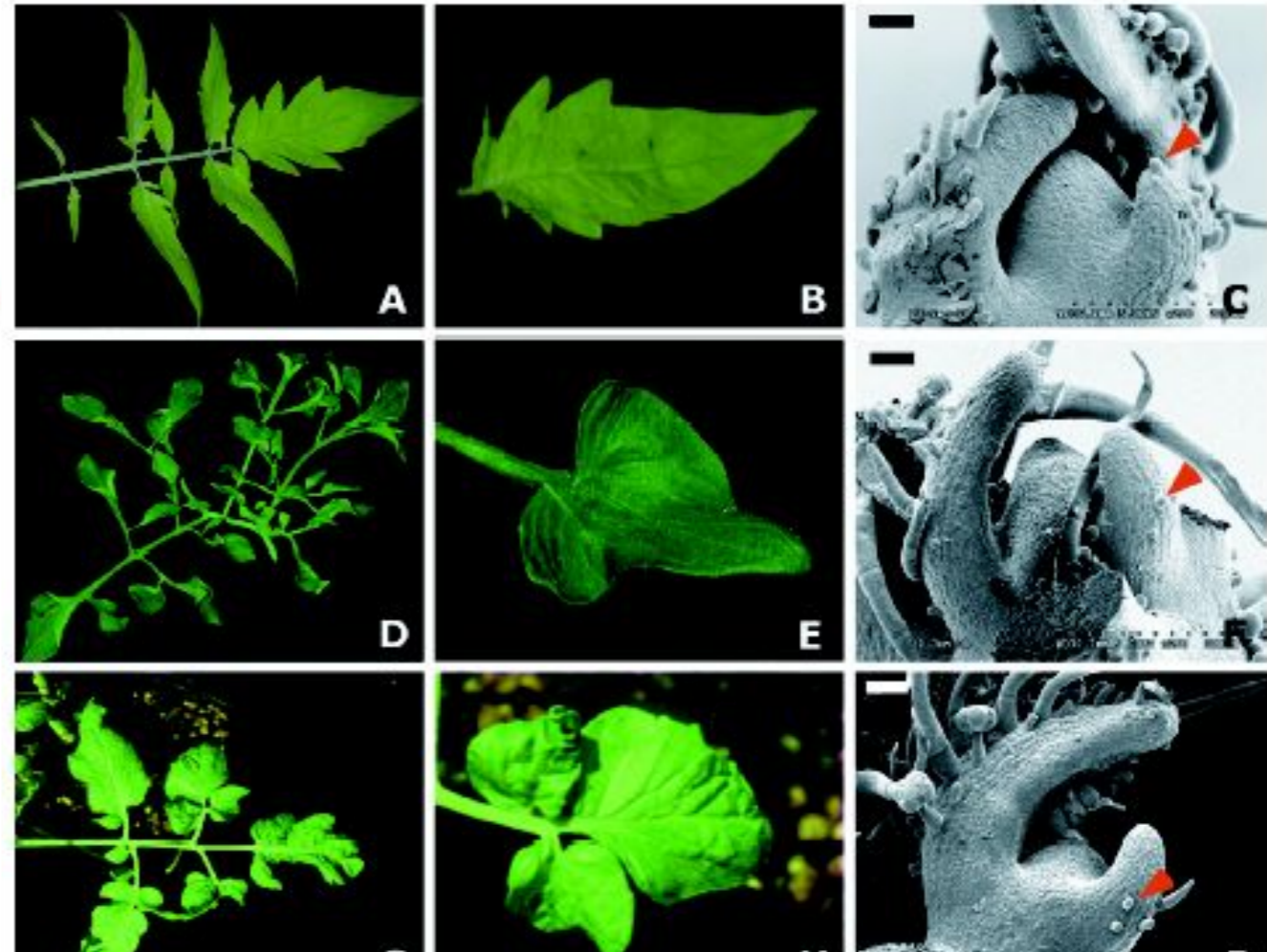
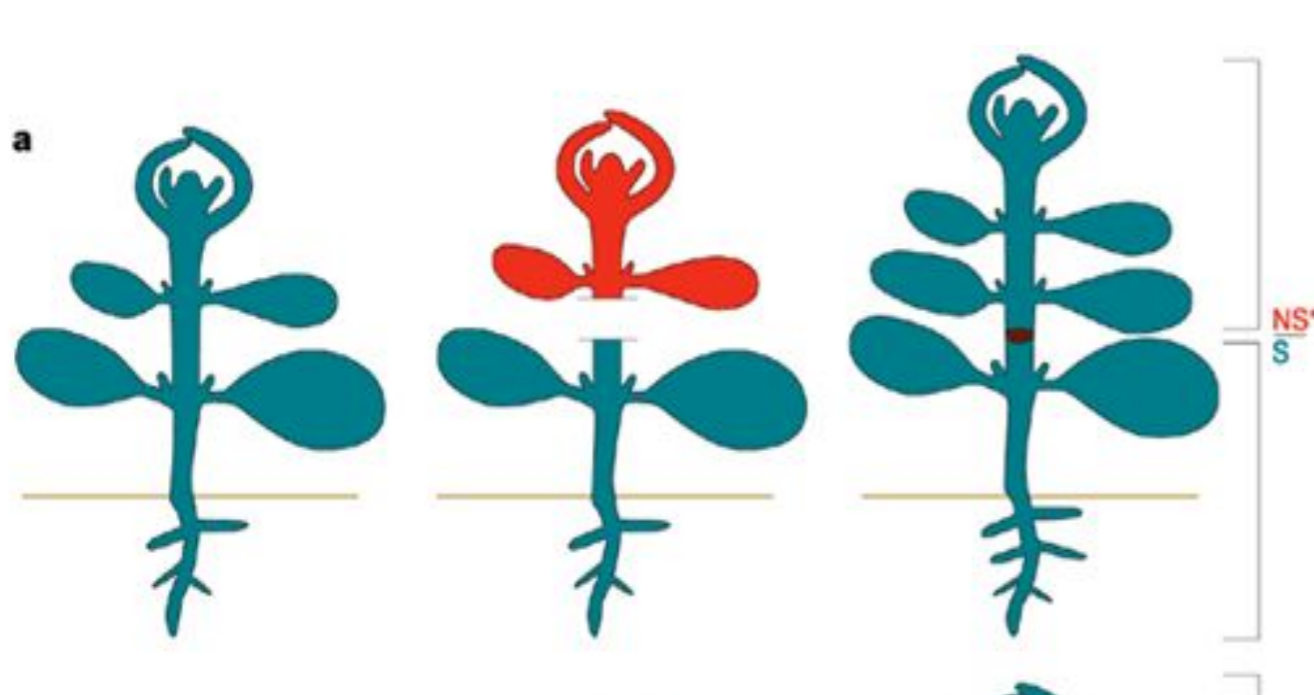
Проводящие ткани. Флоэма.



Ток продуктов фотосинтеза, органических кислот, витаминов, фитогормонов, сигнальных молекул, ионов из ксилемного сока от органов-доноров (листья) к органам-акцепторам (корни, верхушки побегов, плоды); преимущественно в нисходящем направлении. Загрузка: мелкие жилки листа; разгрузка апопласт и симпласт органов-акцепторов. Механизм: поток под давлением. Скорость потока 50-100см/час.

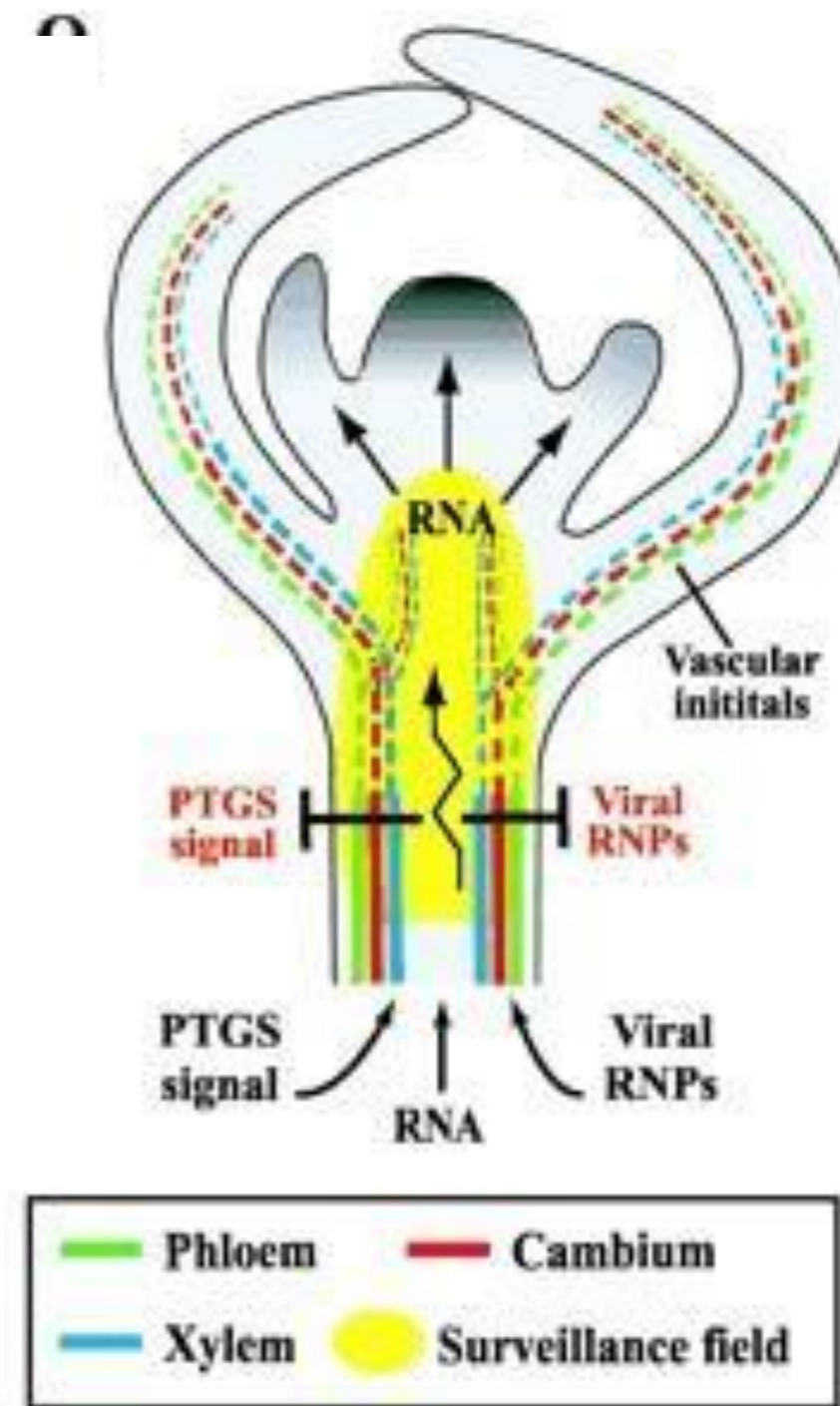
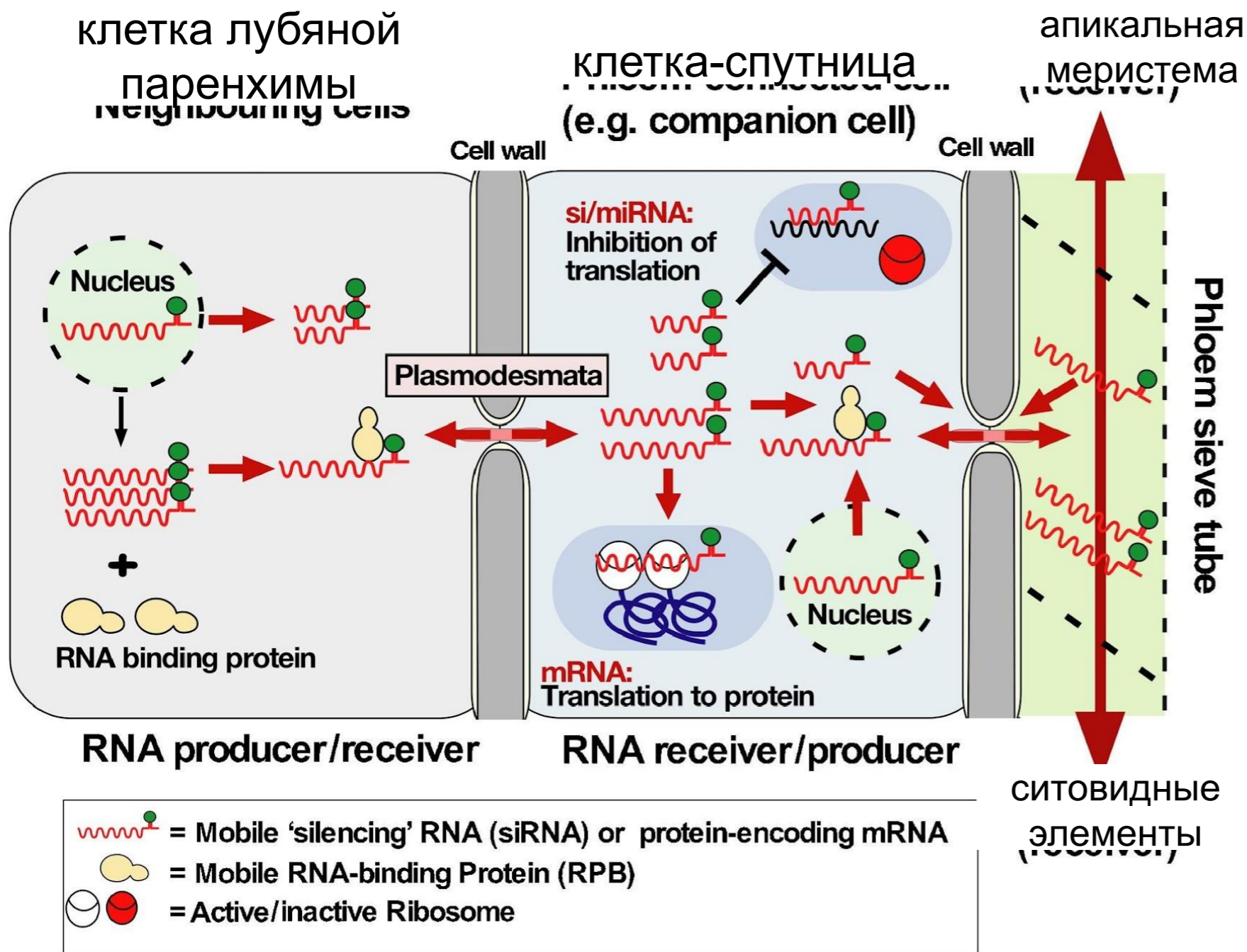
По: Raven

Эксперименты по черенкованию доказали, что мРНК в комплексе с белком (РНП) способна к дальнему транспорту по флоэме к апикальной меристеме

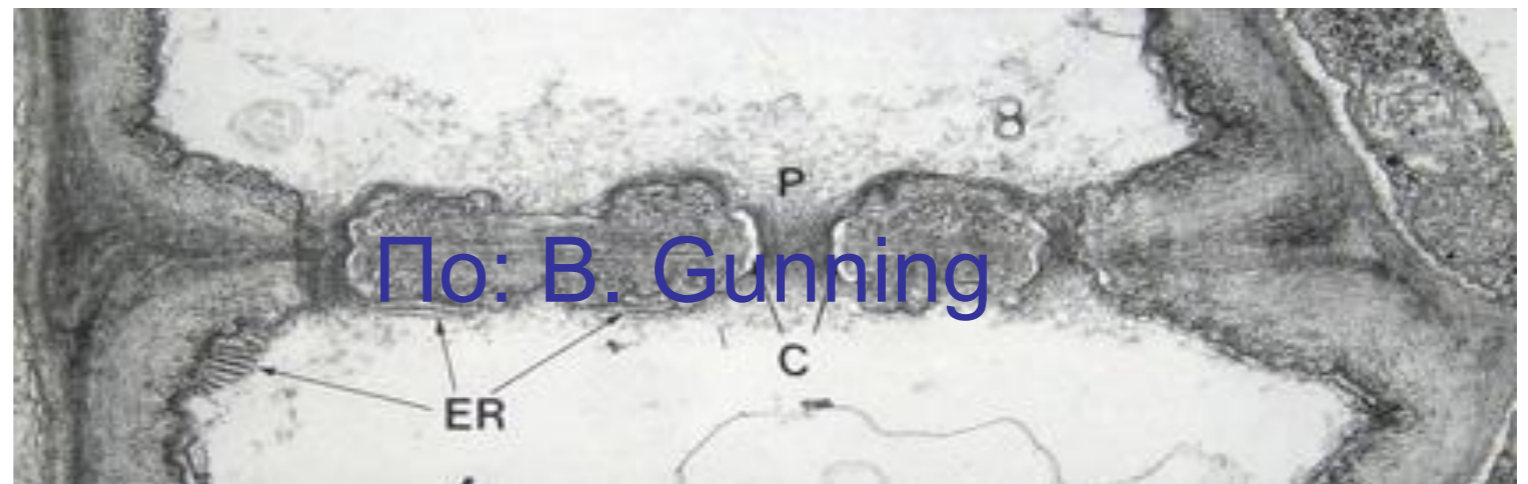
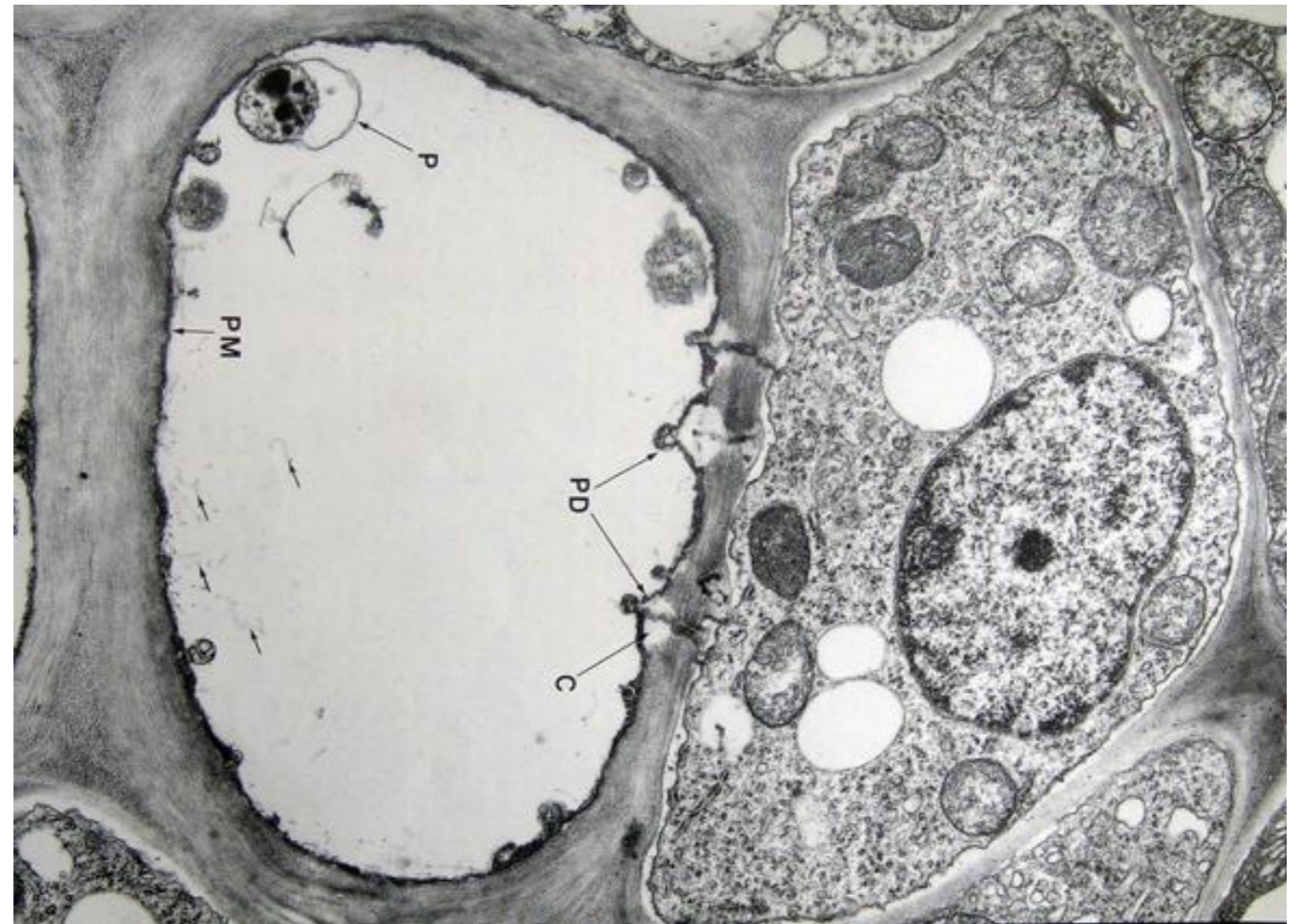
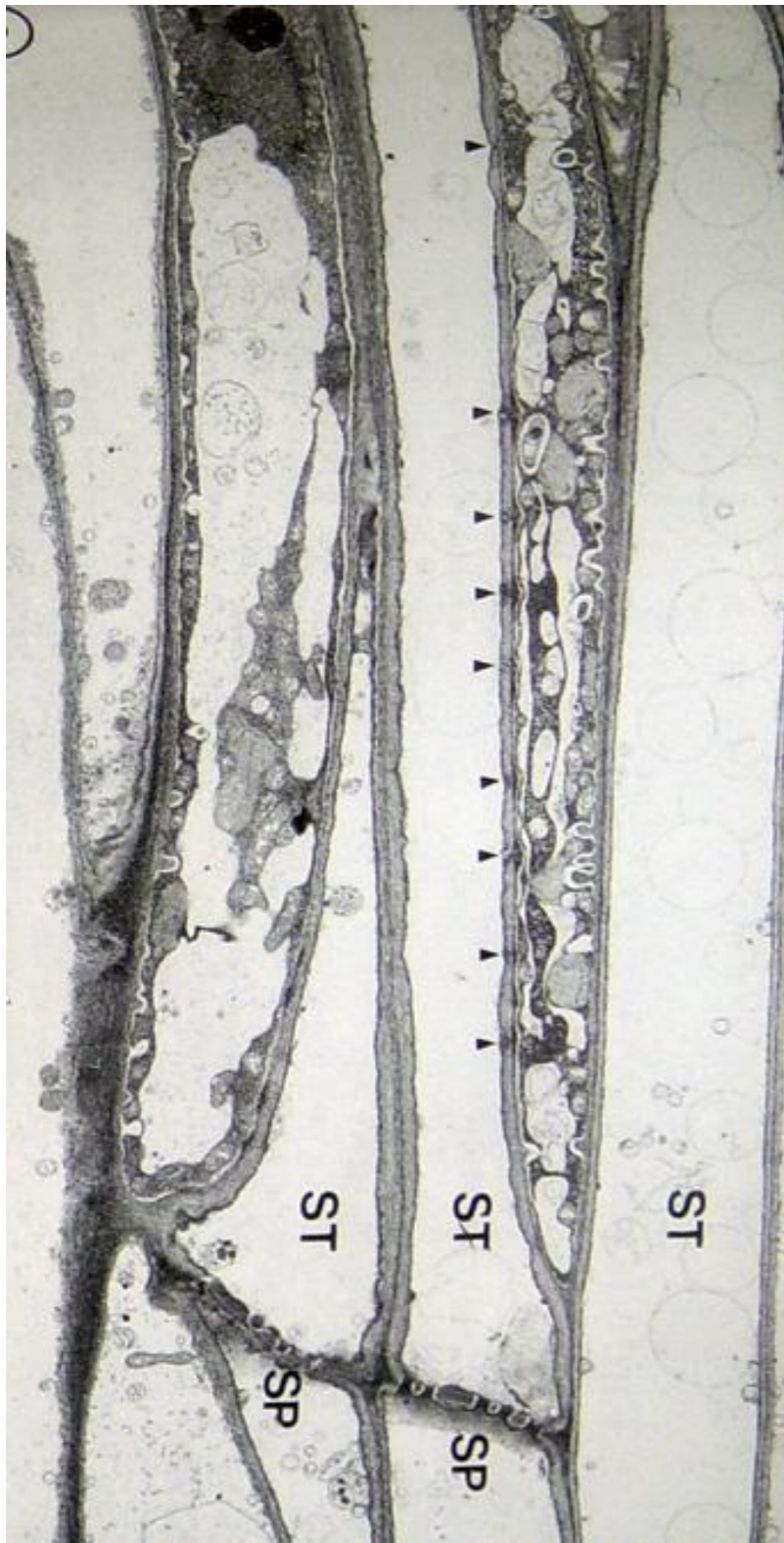


Прививание черенков дикого типа на мутантный подвой вызывает изменение формы листьев у томата. А-С листья дикого типа. D-F- мутант mouse ears (ME). Измененная форма листьев и привоя дикого типа на мутантном подвое. Подтверждение транслокации транскрипта по флоэме и его экспрессии в апексе привоя.

мРНК в комплексе с белком (РНП) способна к дальнему транспорту по флоэме



Флоэма. Строение. Структурная основа транспорта по флоэме - ситовидные трубки - длинные полые трубки, длиной несколько метров. Проводящие элементы - живые клетки с первичной клеточной стенкой. Интактная плазмалемма - важнейшее условие потока под давлением (активный трансмембранный транспорт).

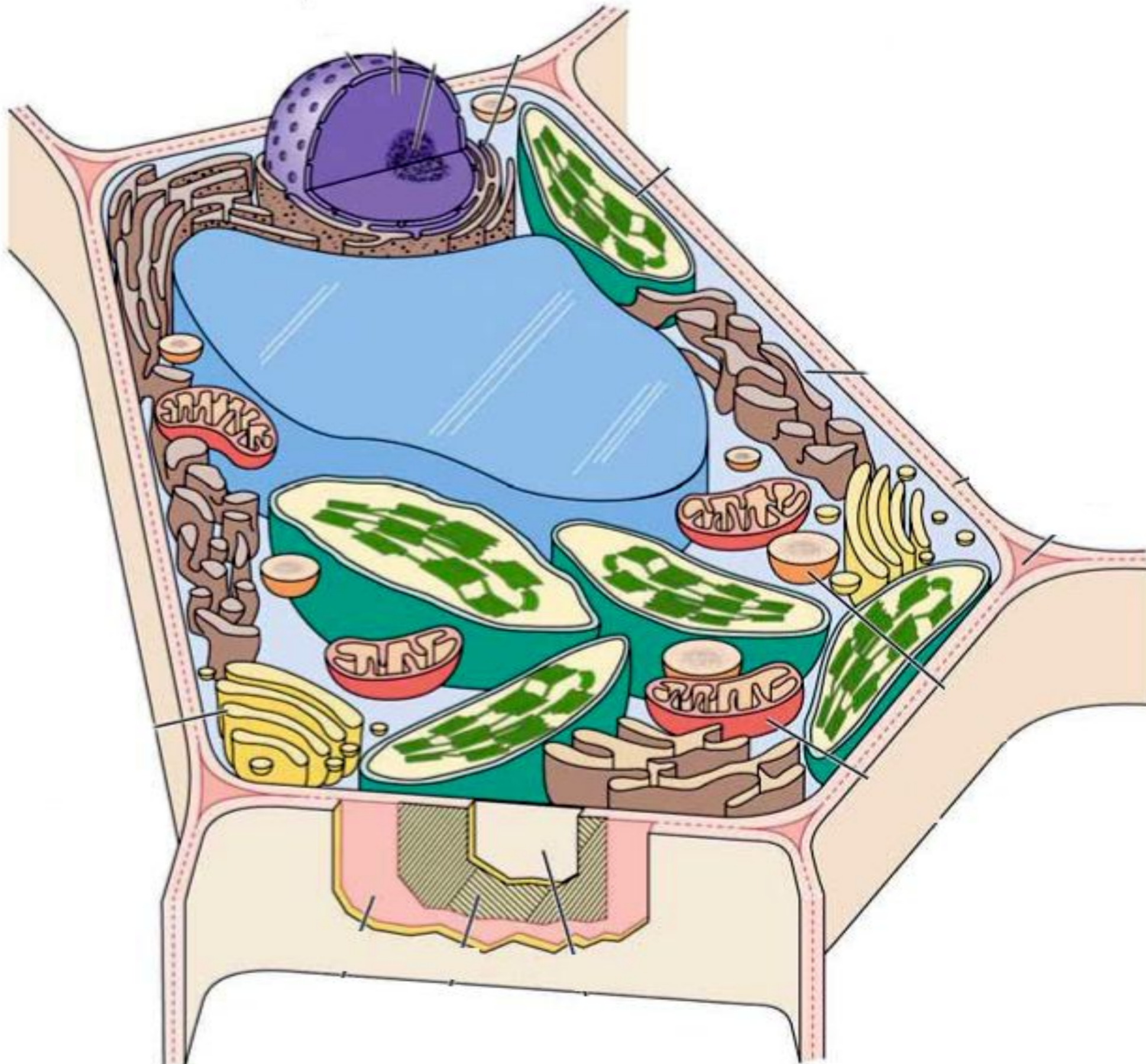


По: В. Gunning

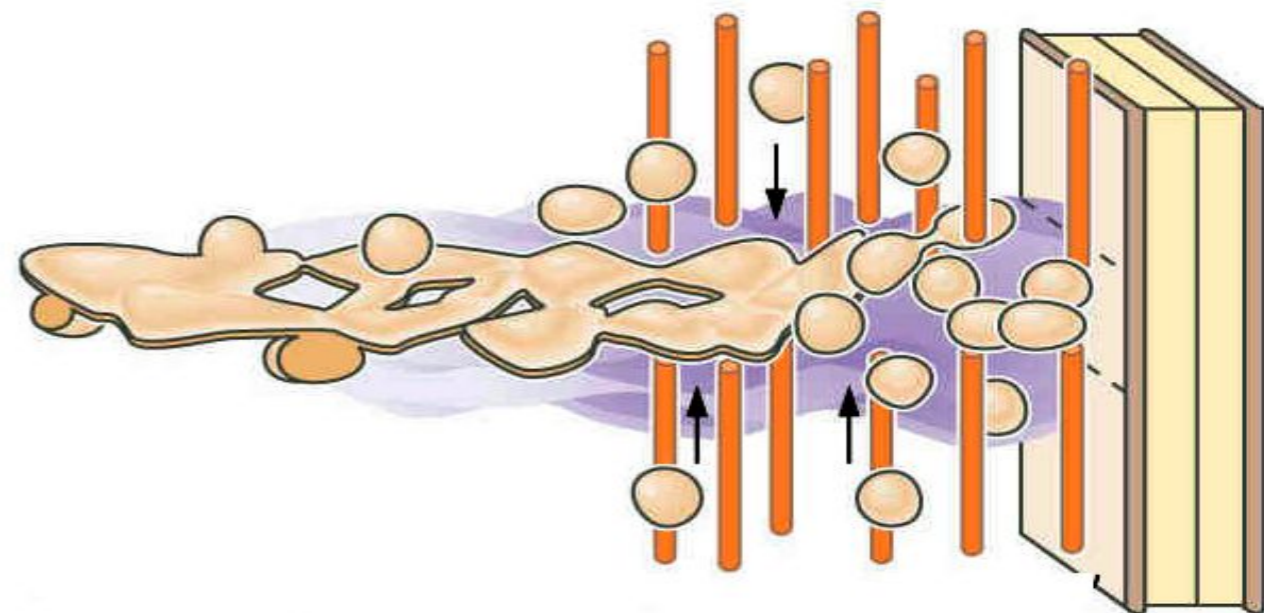
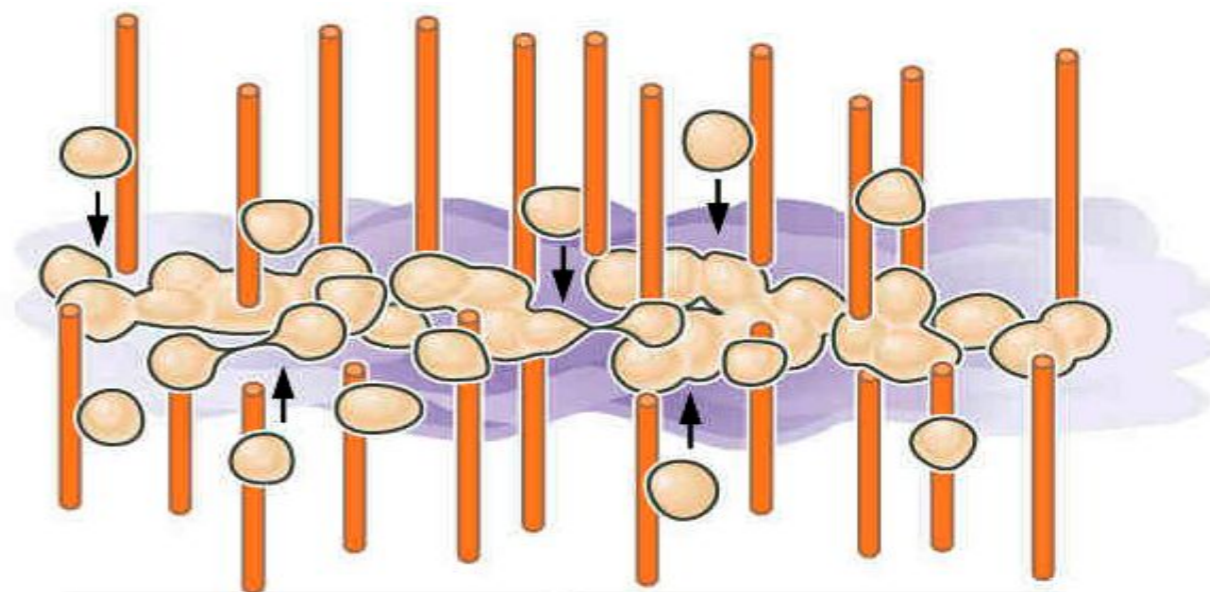
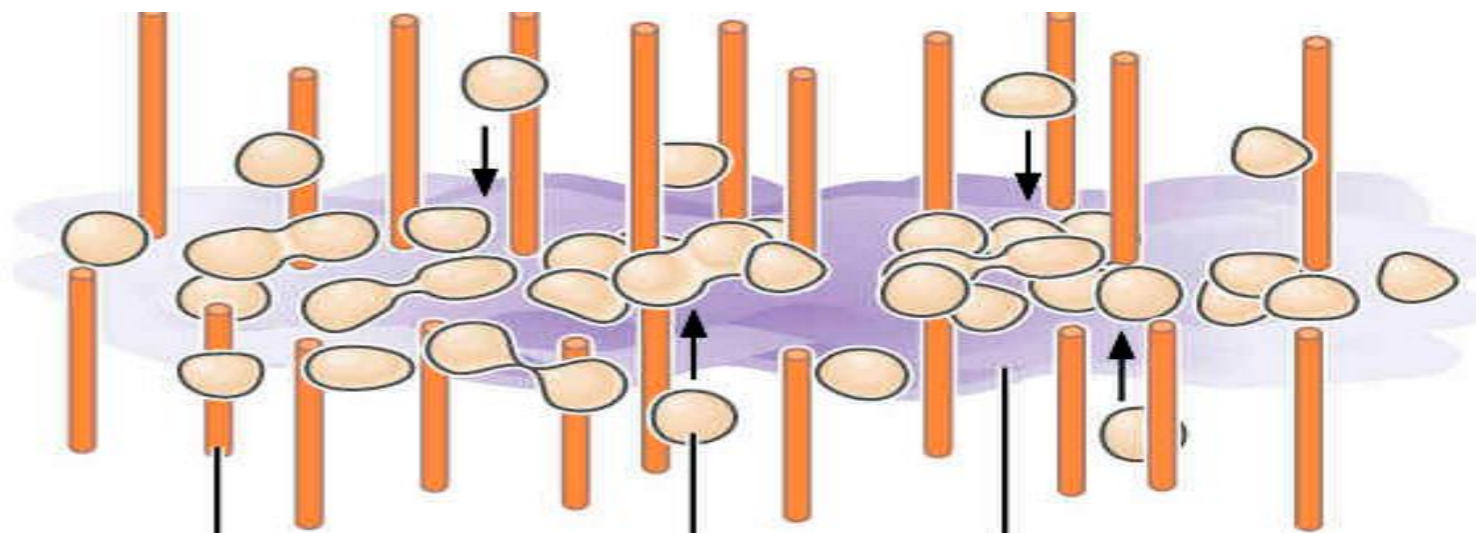
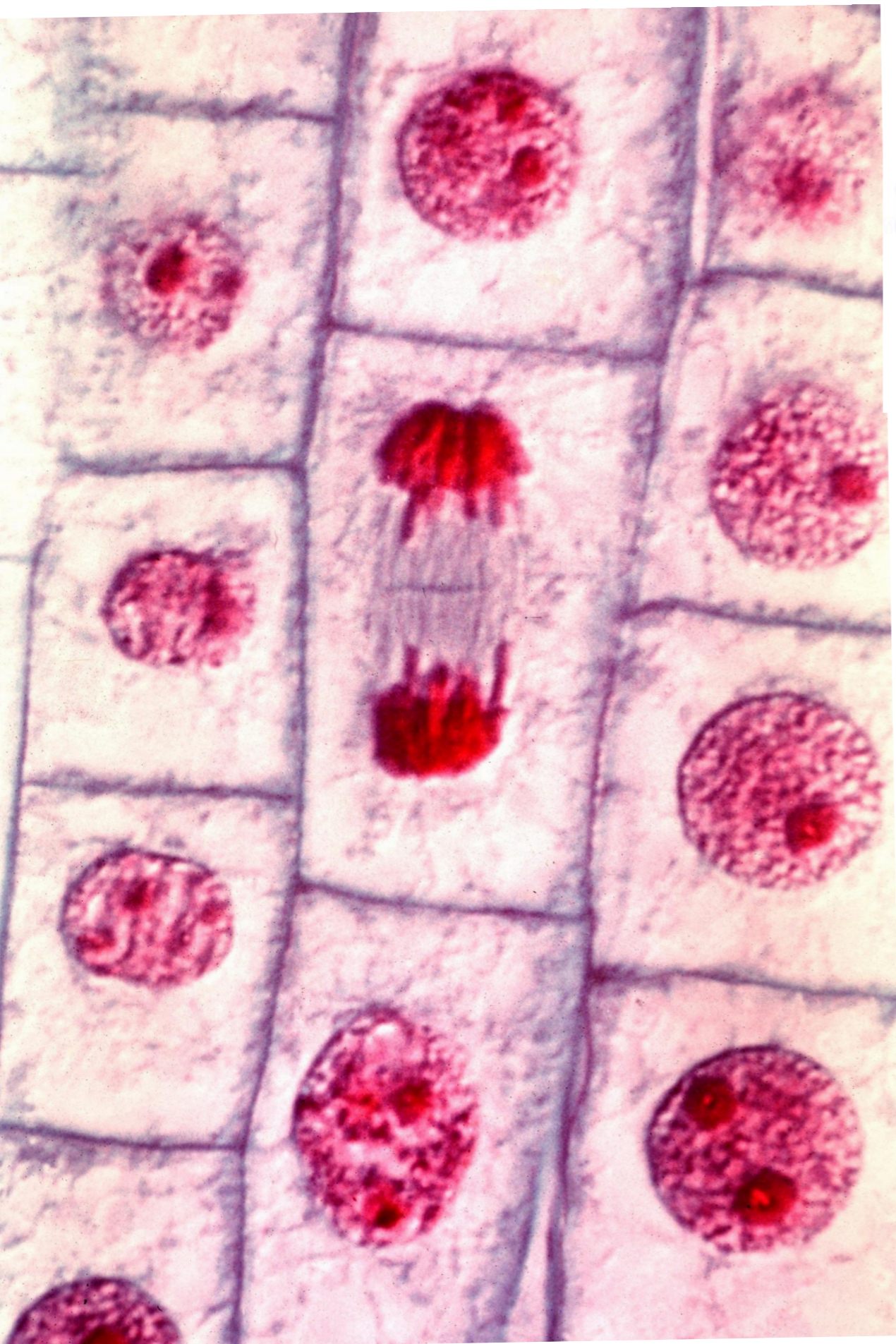
Надклеточная организация растений.

2. Апопласт

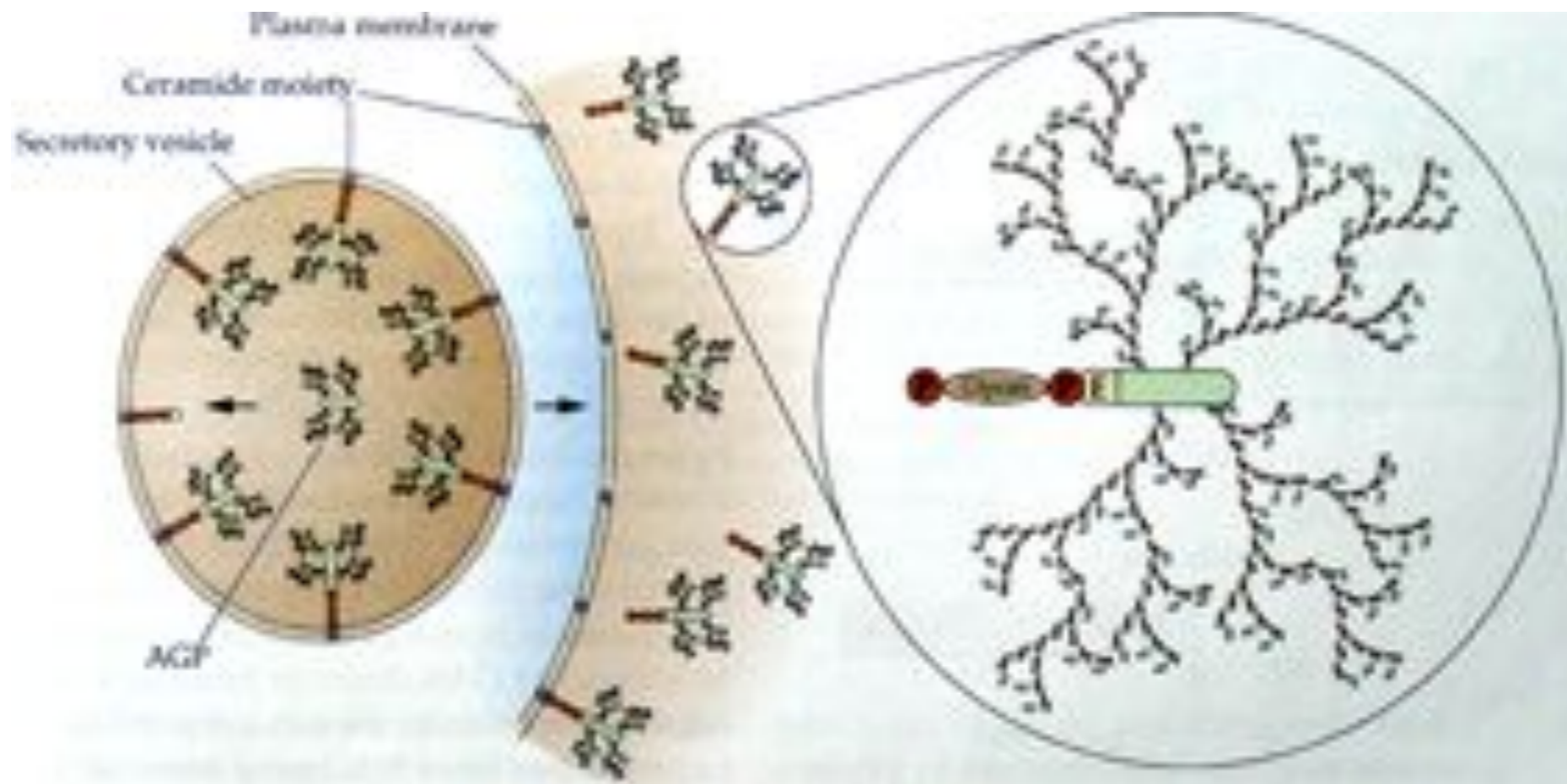
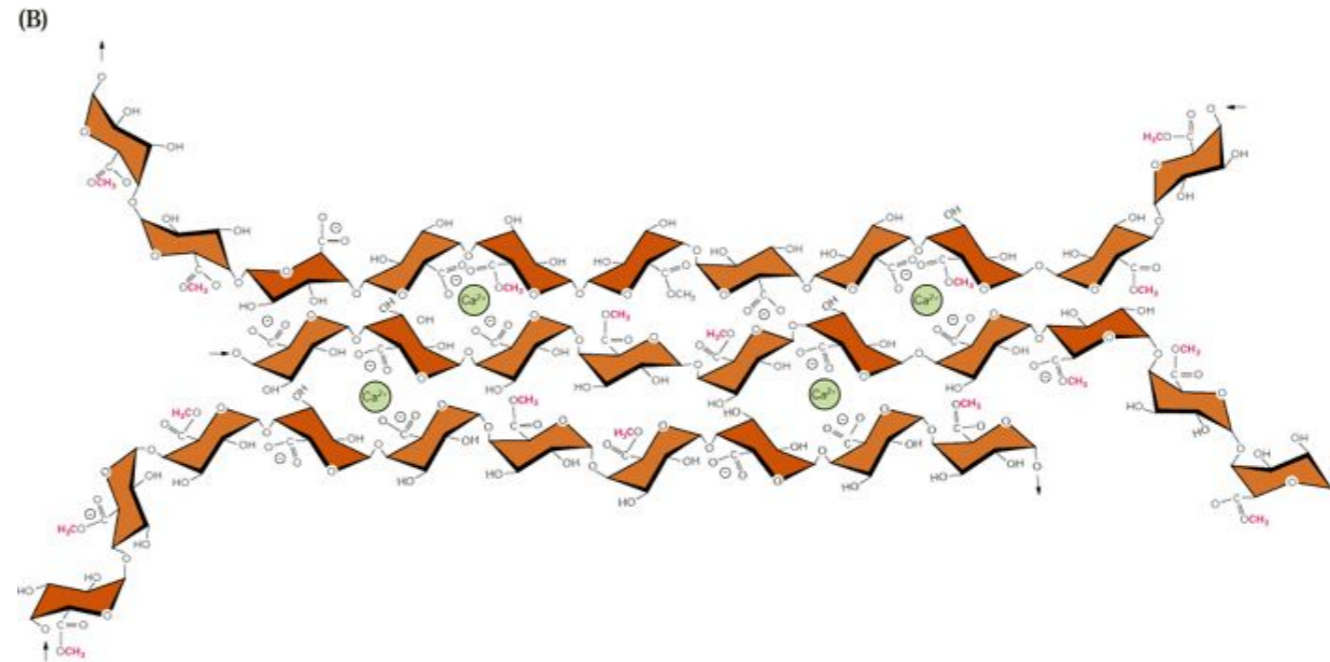
Клеточная стенка.



Формирование клеточной стенки в ходе цитокинеза



Состав срединной пластинки. Пектиновые вещества - разветвленные кислые полисахариды, обогащенные остатками галактуроновой кислоты



Состав первичной клеточной стенки

Пектины - 10-60%

Гемицеллюлозы 30-60%

(нейтральные полисахариды с
незначительным содержанием уоновых
кислот)

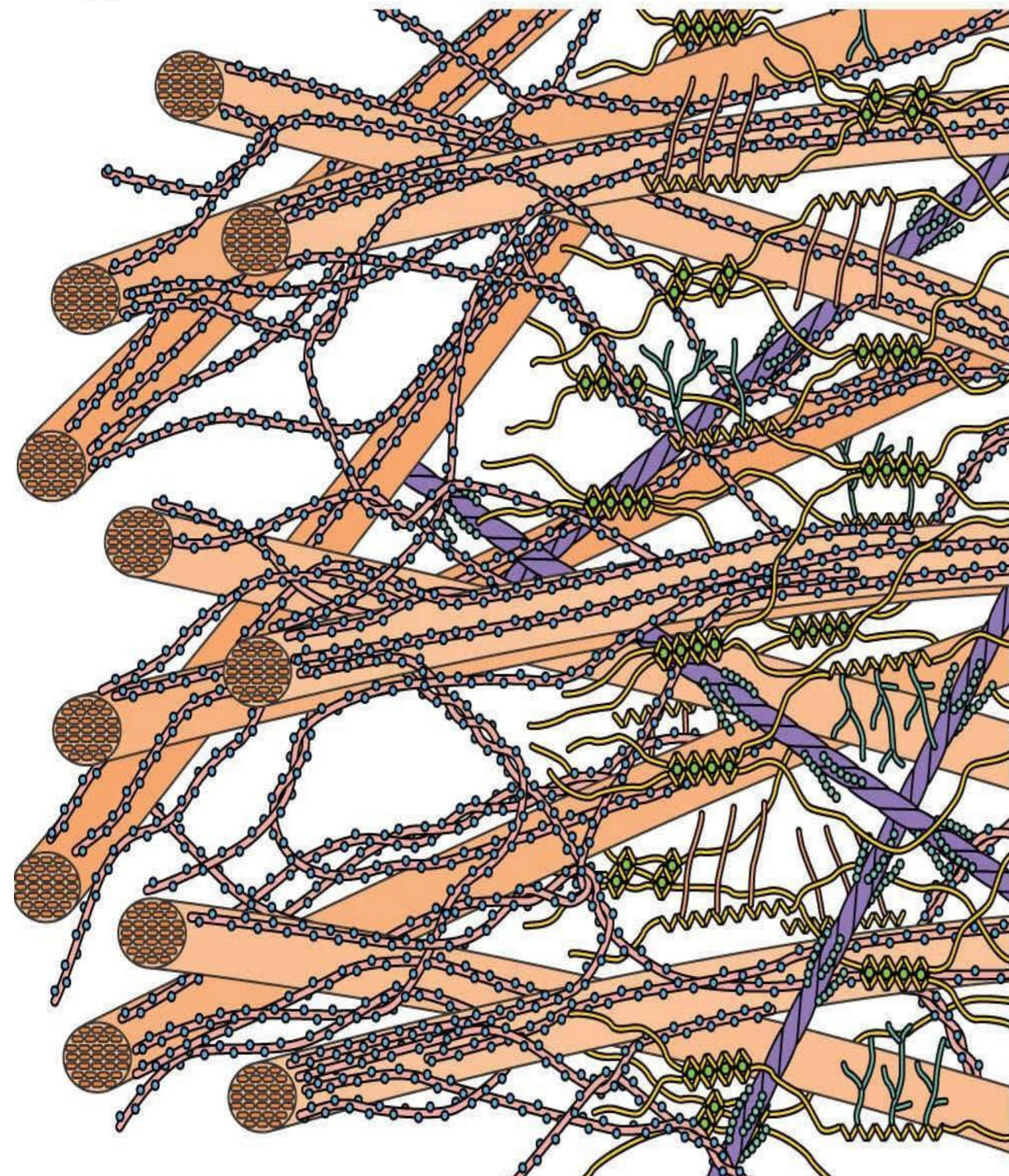
Целлюлоза 9-30%

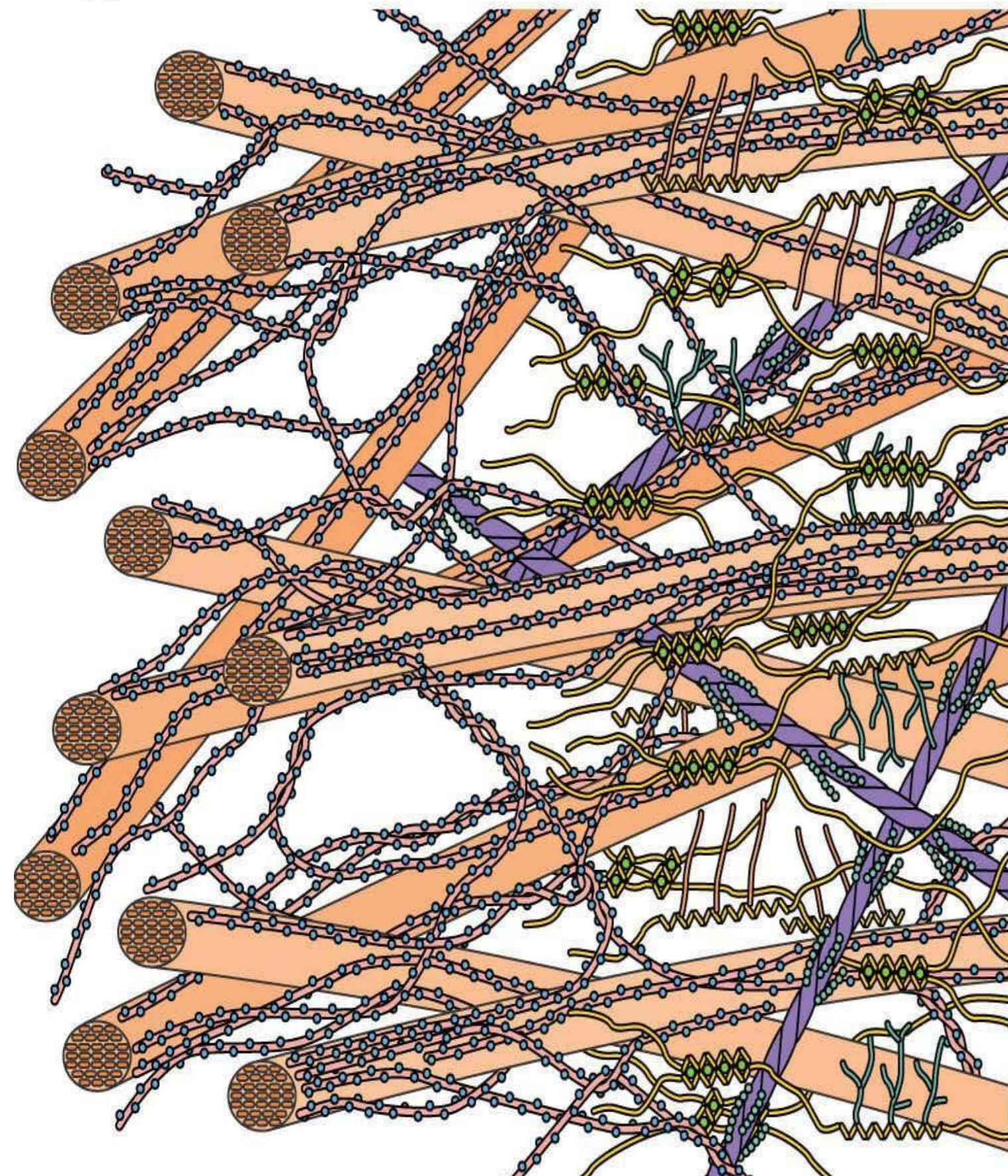
Структурные белки
(экстенсин) до 10%

Свойства

Проницаемость для воды

Способность к росту
растяжением





Апопласт - секреция в клеточную стенку и транспорт по системе клеточных стенок как по заполненному водой каналу.

Размеры молекул 10-50 кДа. Т.о. большинство белков не способно к апопластическому транспорту.

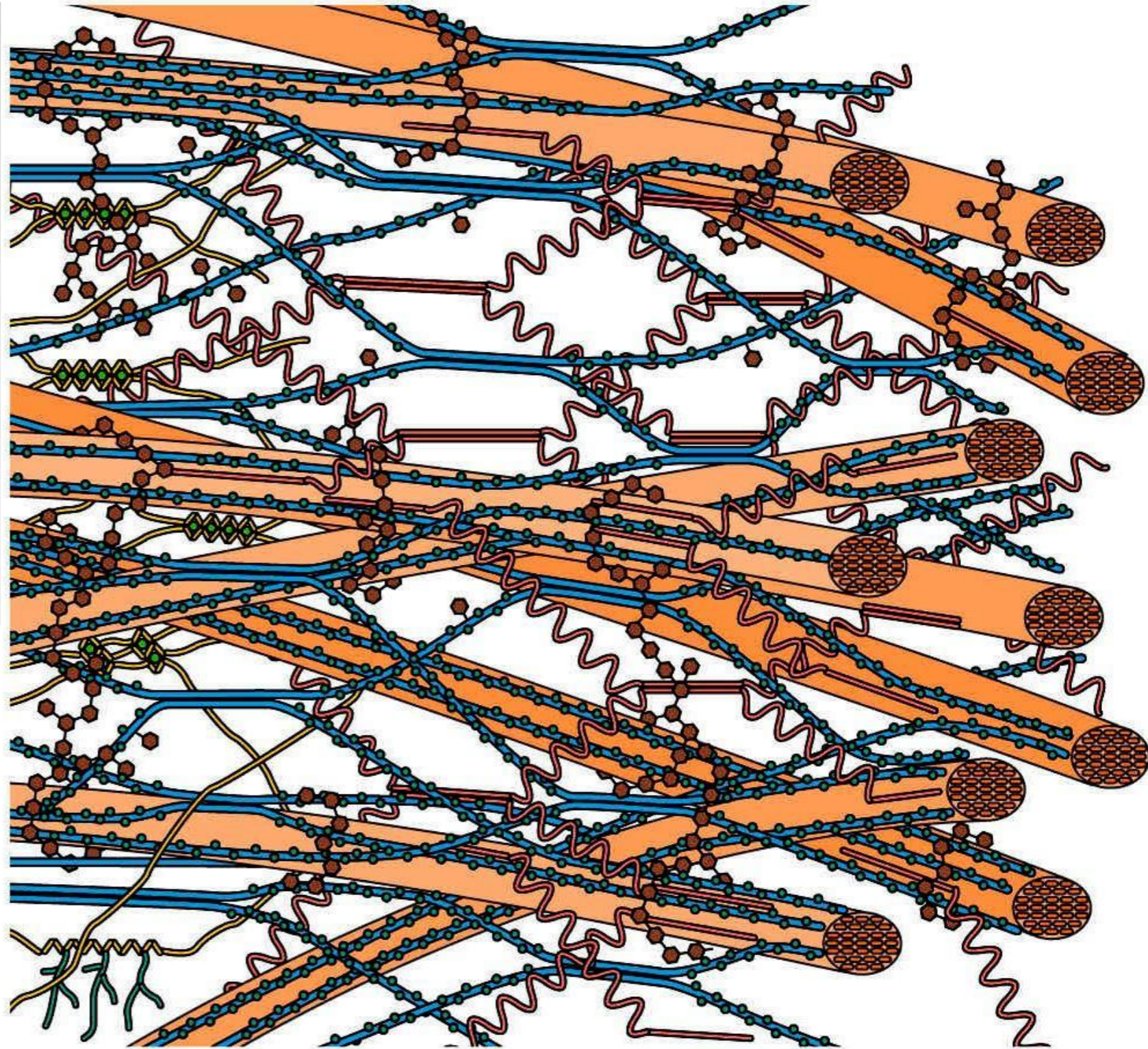
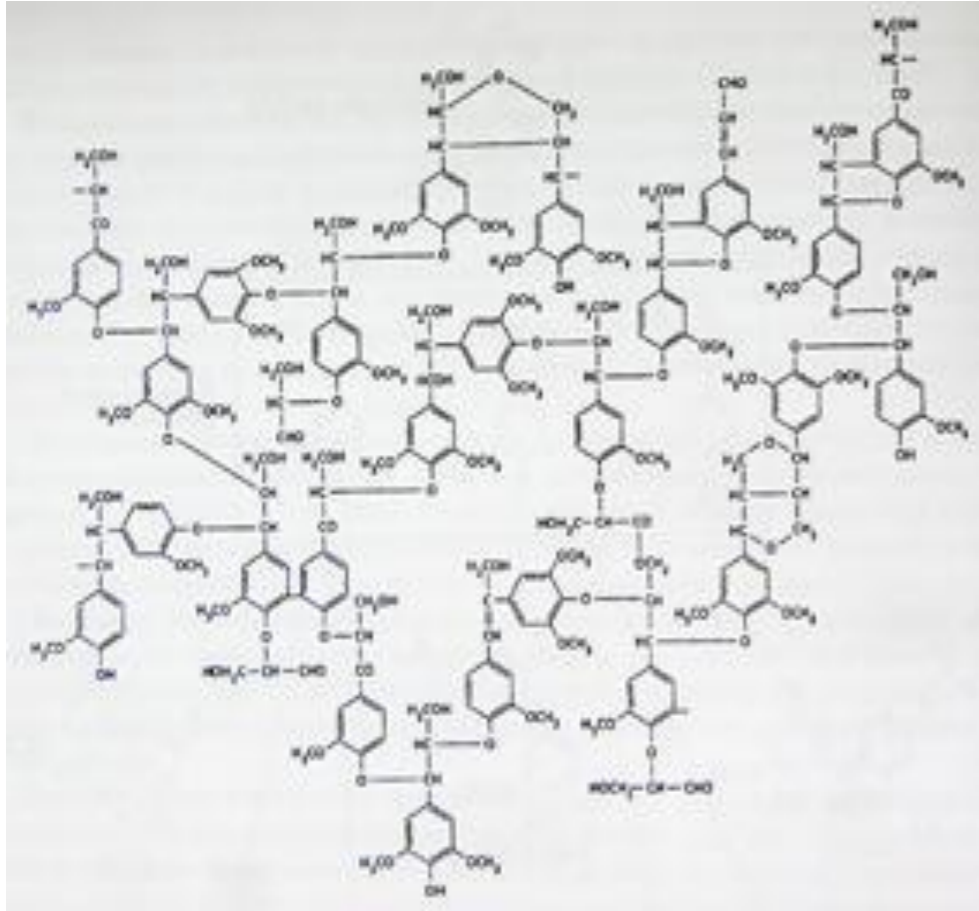
Поскольку большинство клеточных стенок несет отрицательный заряд, это сильно замедляет прохождение молекул с положительным зарядом.

По апопласту передвигаются небольшие отрицательно заряженные или нейтральные молекулы, минуя протопласт и клеточные мембраны (например, этилен, фитоалексины, осуществляющие иммунный ответ).

Один из примеров транспорта сигнальных молекул по апопласту - ключевой механизм поддержания “стволовости” клеток апикальной меристемы

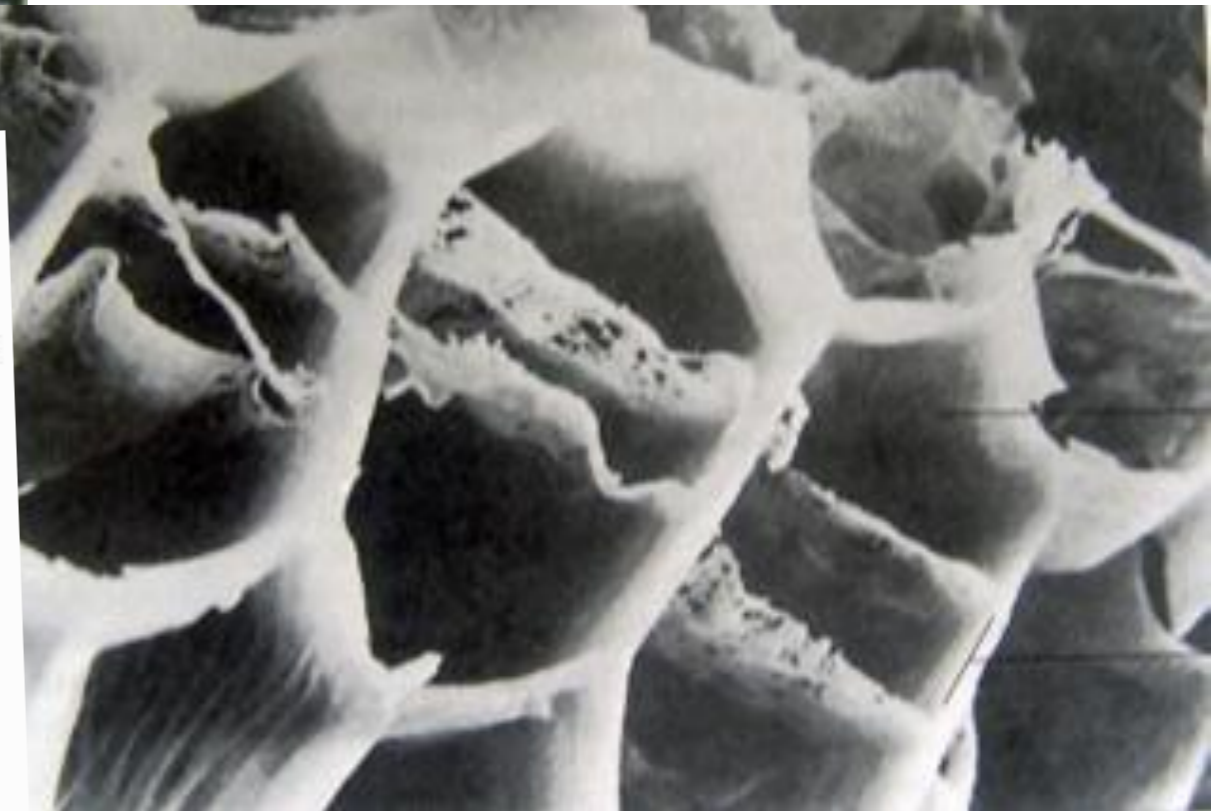
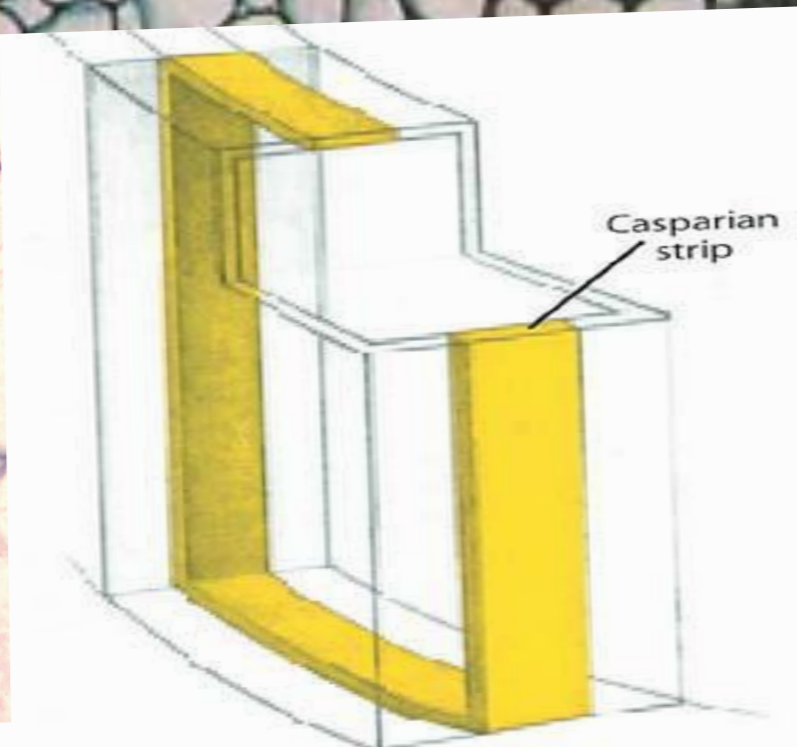
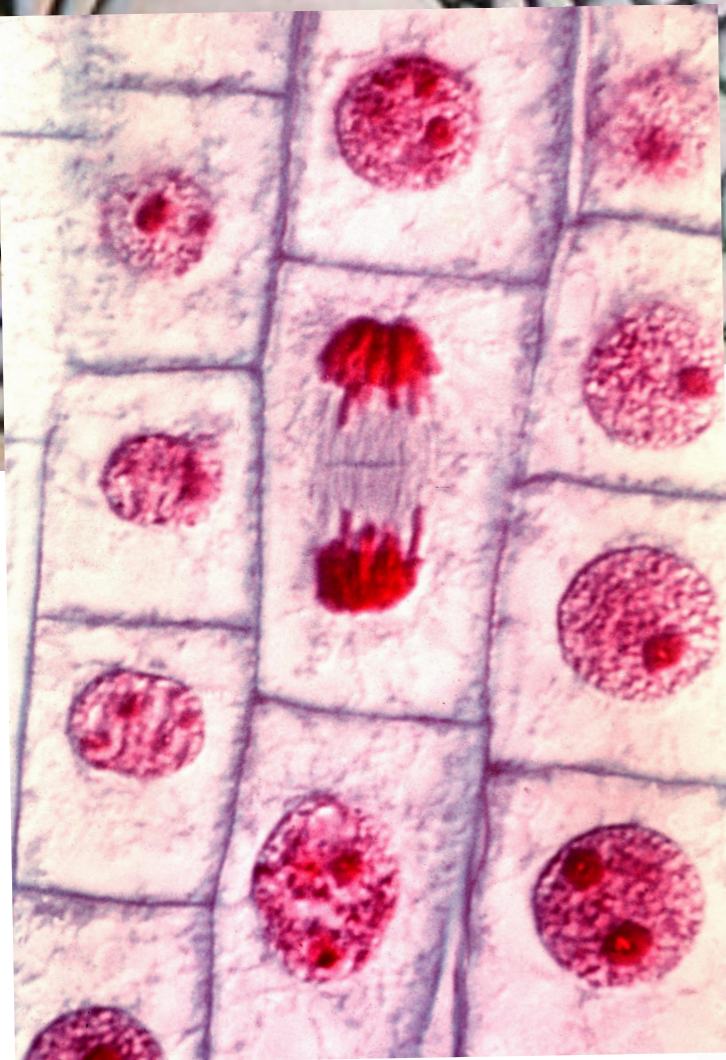
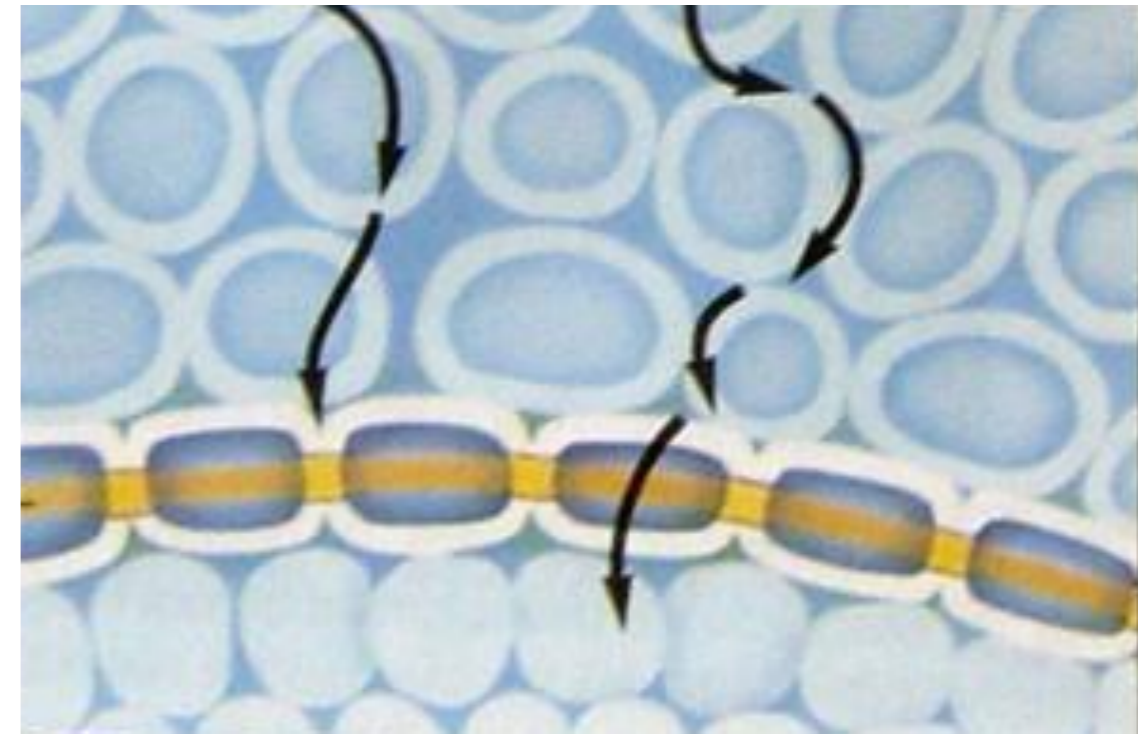
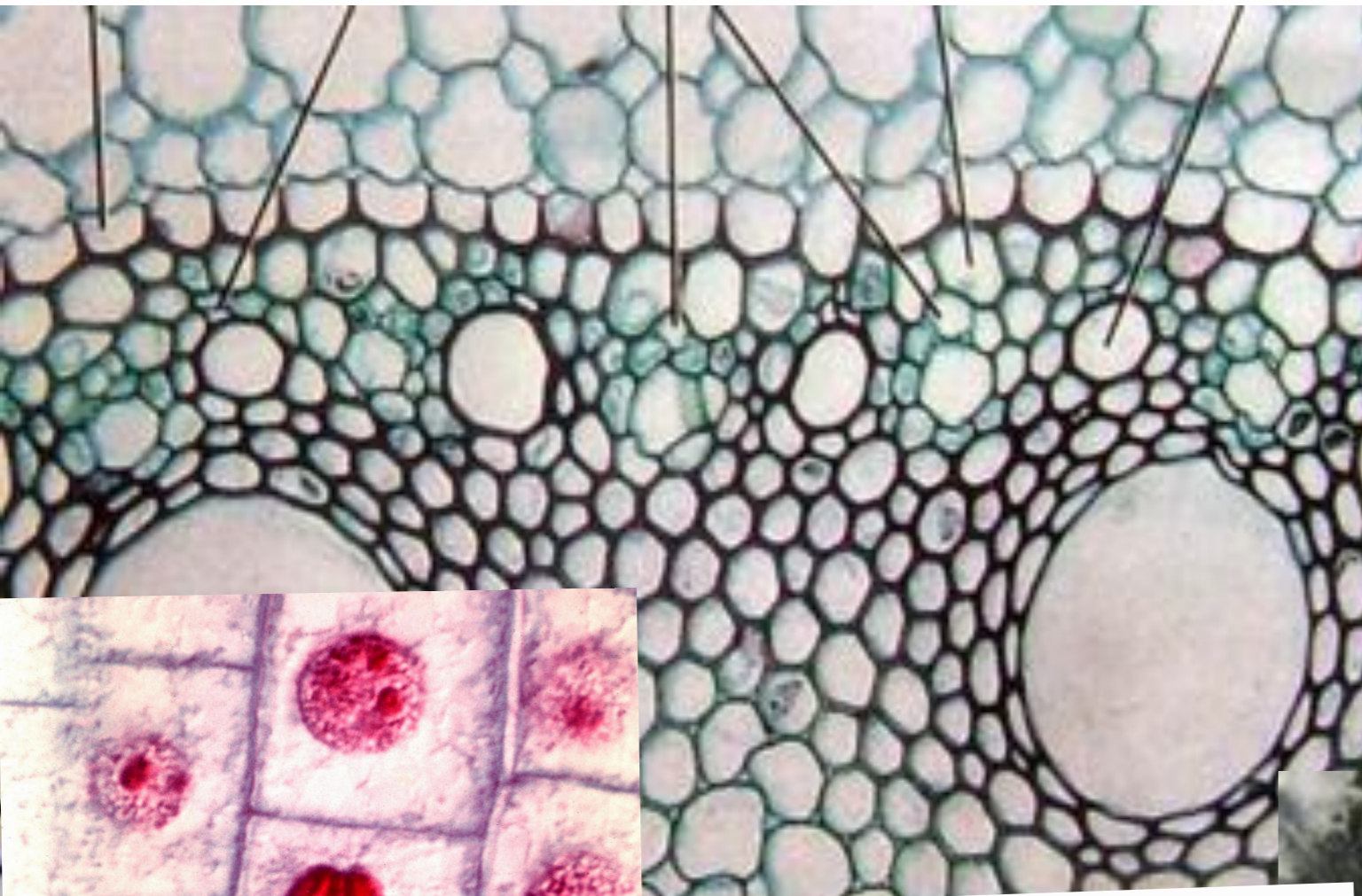


Структура вторичной клеточной стенки. Лигнин.



Гидрофобный разветвленный полимер из остатков оксикоричных спиртов: синапового, кониферолового, пара-кумарового.

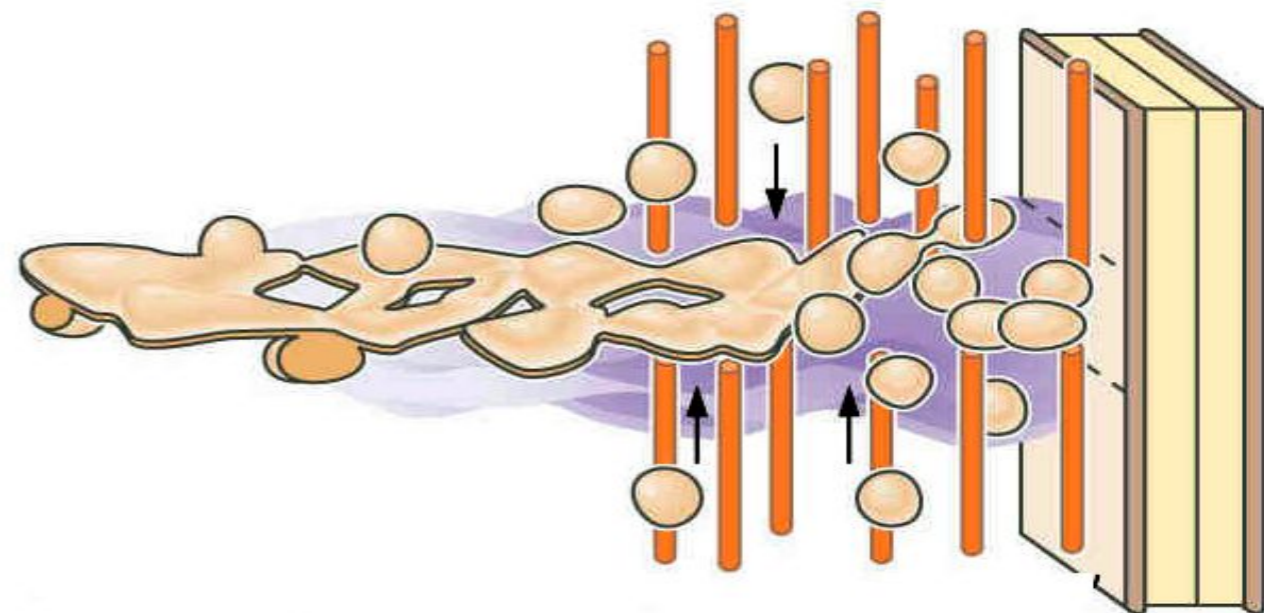
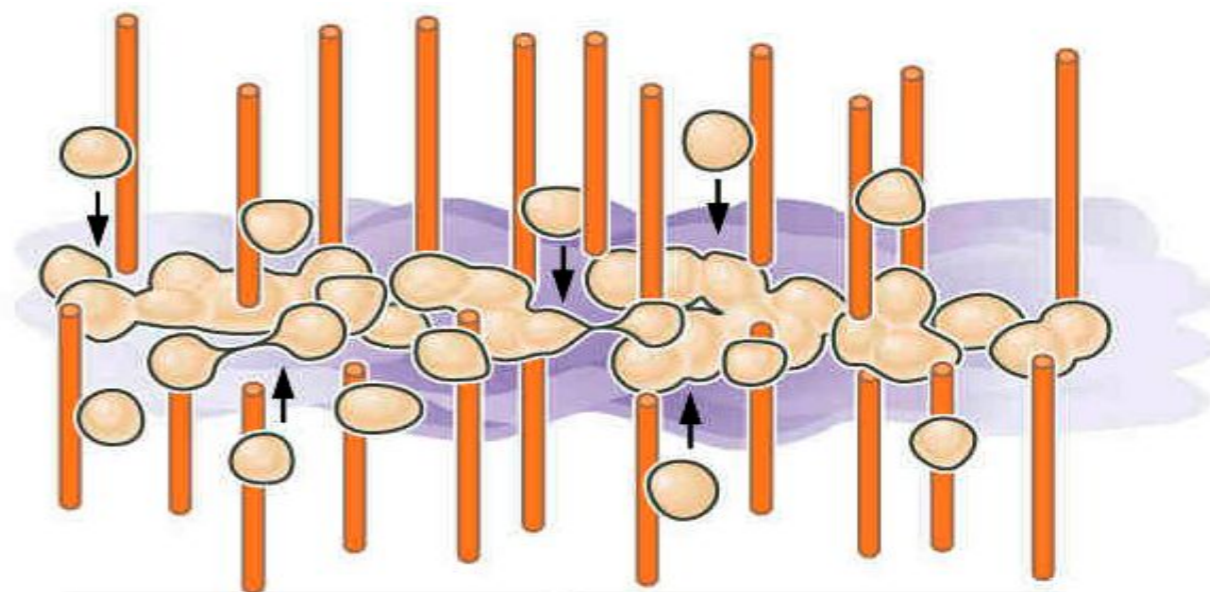
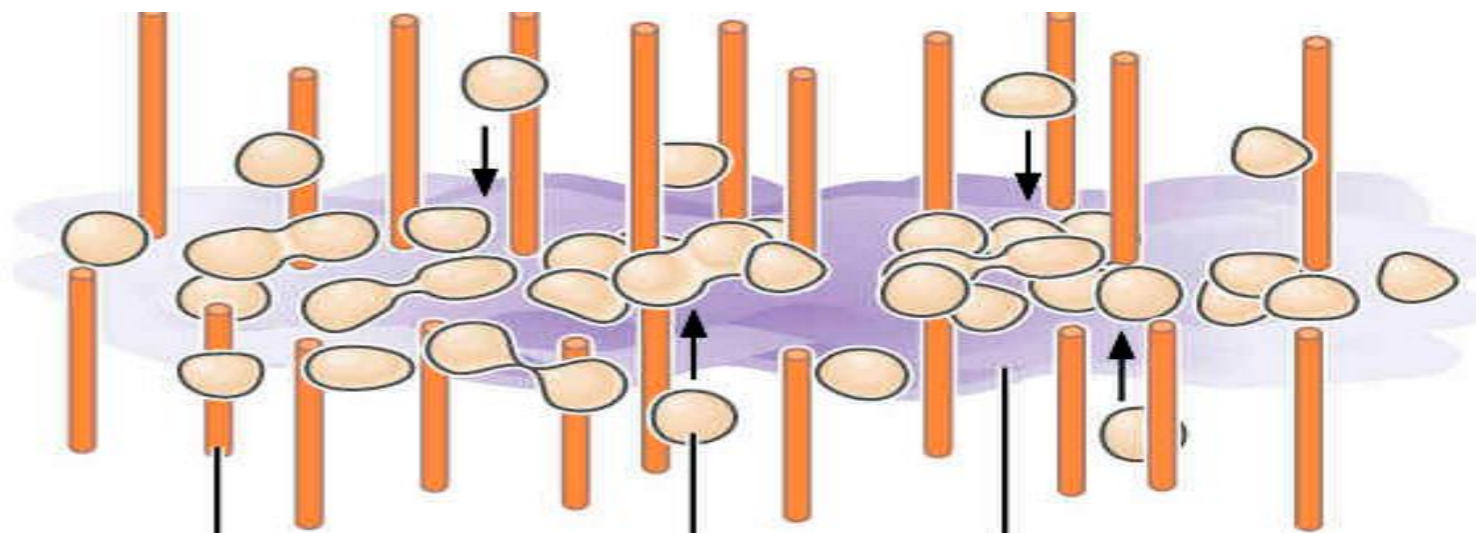
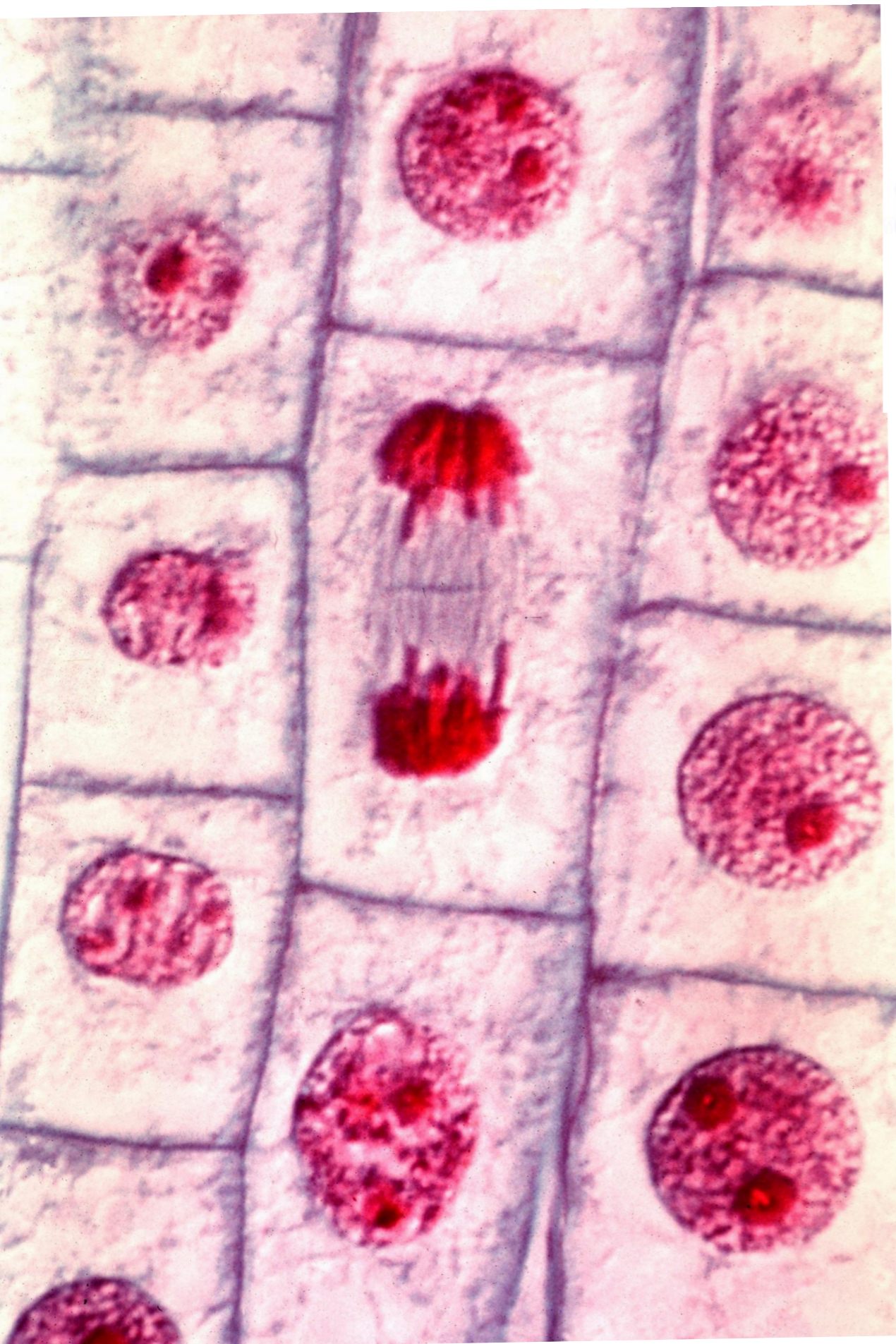
Апопластический транспорт блокируется гидрофобными инкрустирующим веществами вторичной оболочки (например эндодерма). Таким образом в теле растения существуют апопластические домены.



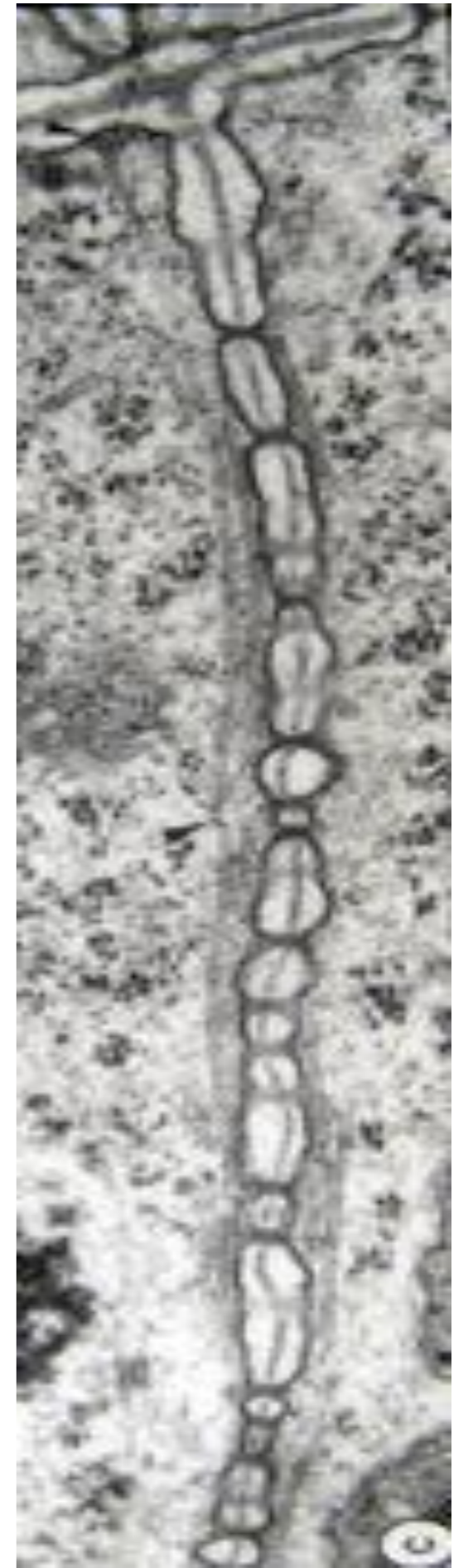
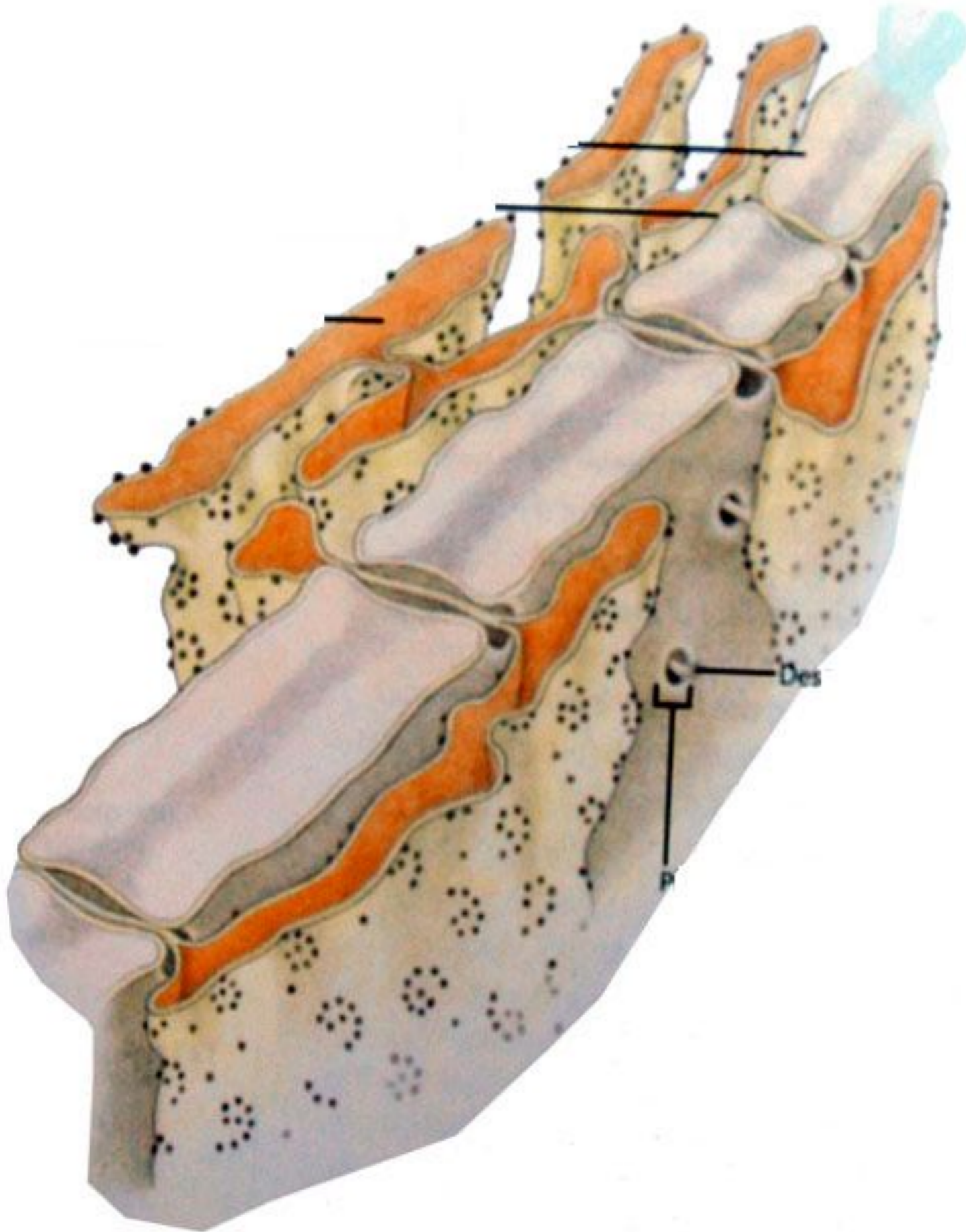
Надклеточная организация растений.

3. Симпласт

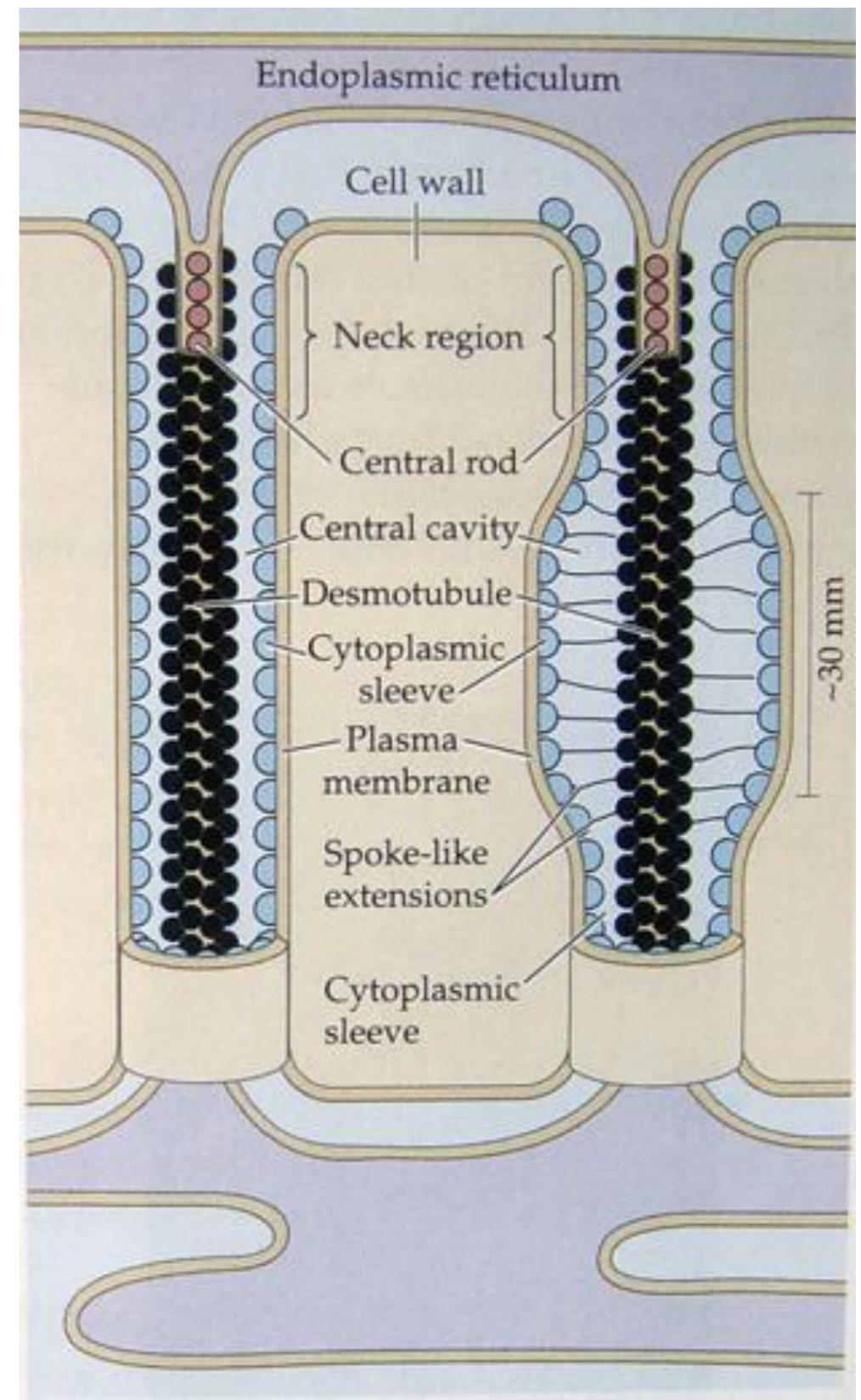
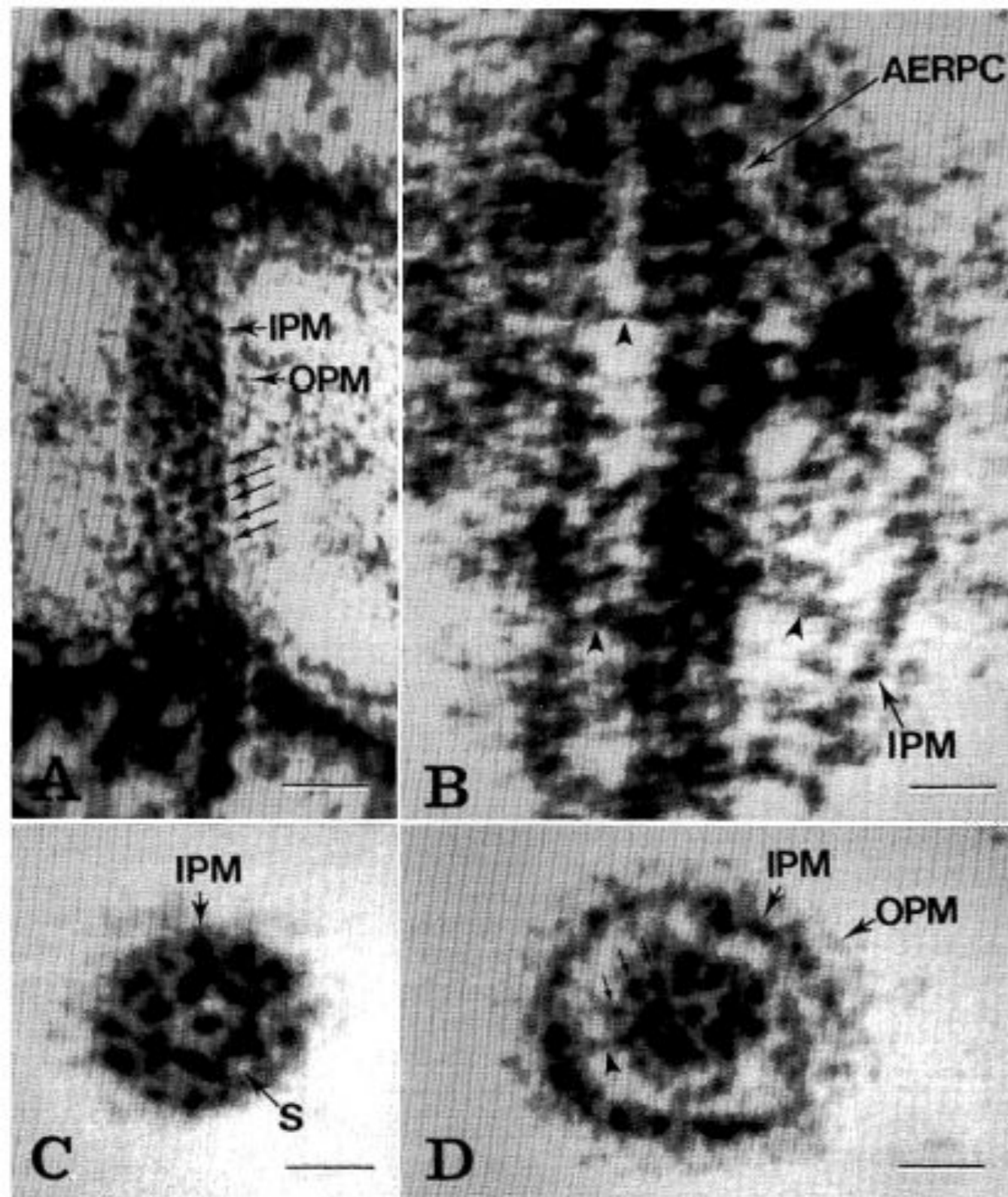
Формирование клеточной стенки в ходе цитокинеза



Формирование первичной оболочки



В центре цитоплазматического канала, выстланного плазмалеммой проходит ЭПР. И в плазмалемме и на наружной мембране заякорены белки, играющие активную роль в регуляции межклеточного транспорта. Симпластический транспорт из клетки в клетку идет по цитоплазматическому каналу вокруг ЭПР. Пропускной диаметр этого канала позволяет пассивный перенос (диффузию) молекул от 800 до 1.200 Да.



Плазмодесмы в форме межклеточных каналов, выстланных плазмалеммой имеются уже у водорослей.

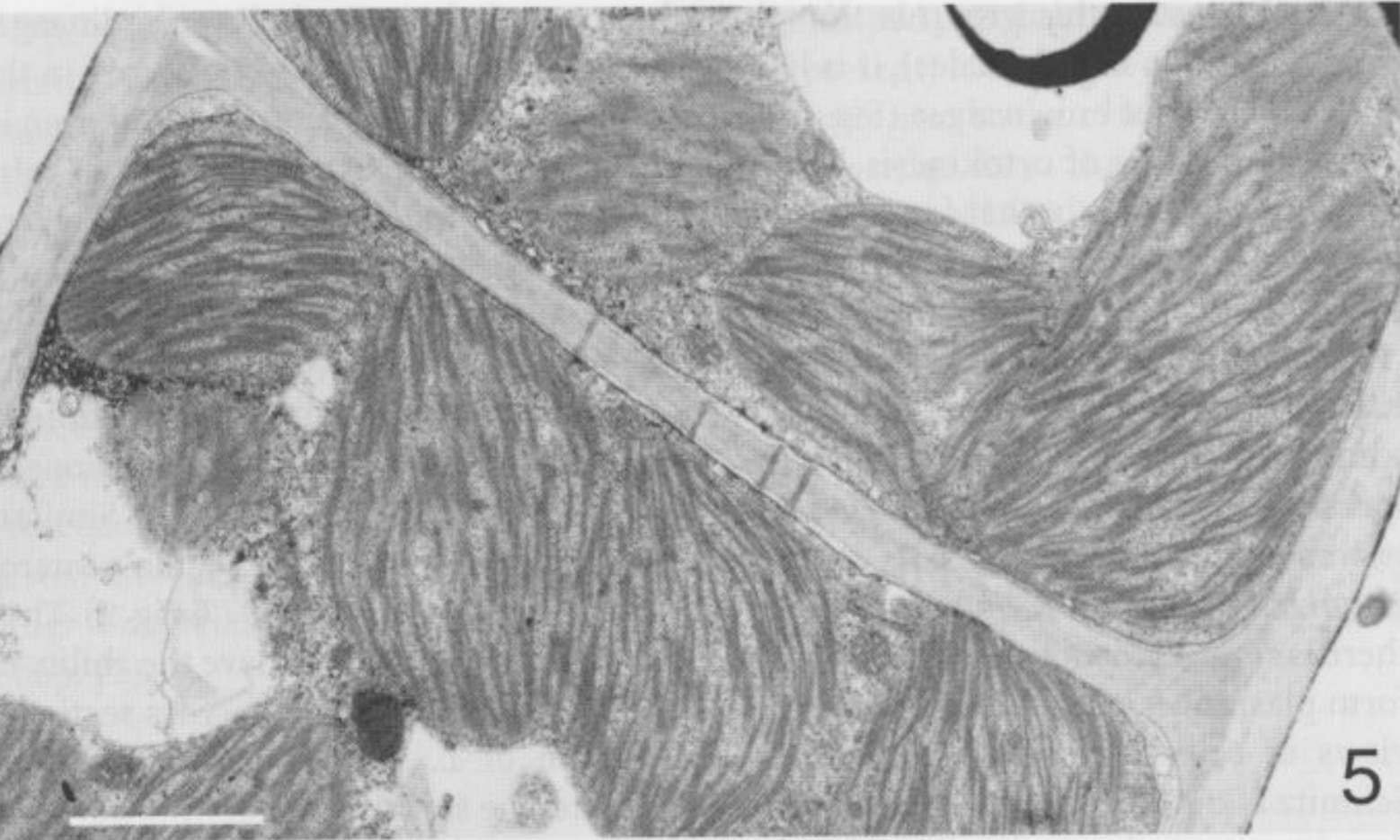


Рис. 5. Плазмодесмы в центре, но не по краям клеточной стенки зеленой водоросли *Trentepohlia* (chlorophyceae). Bar = 3 μ m.

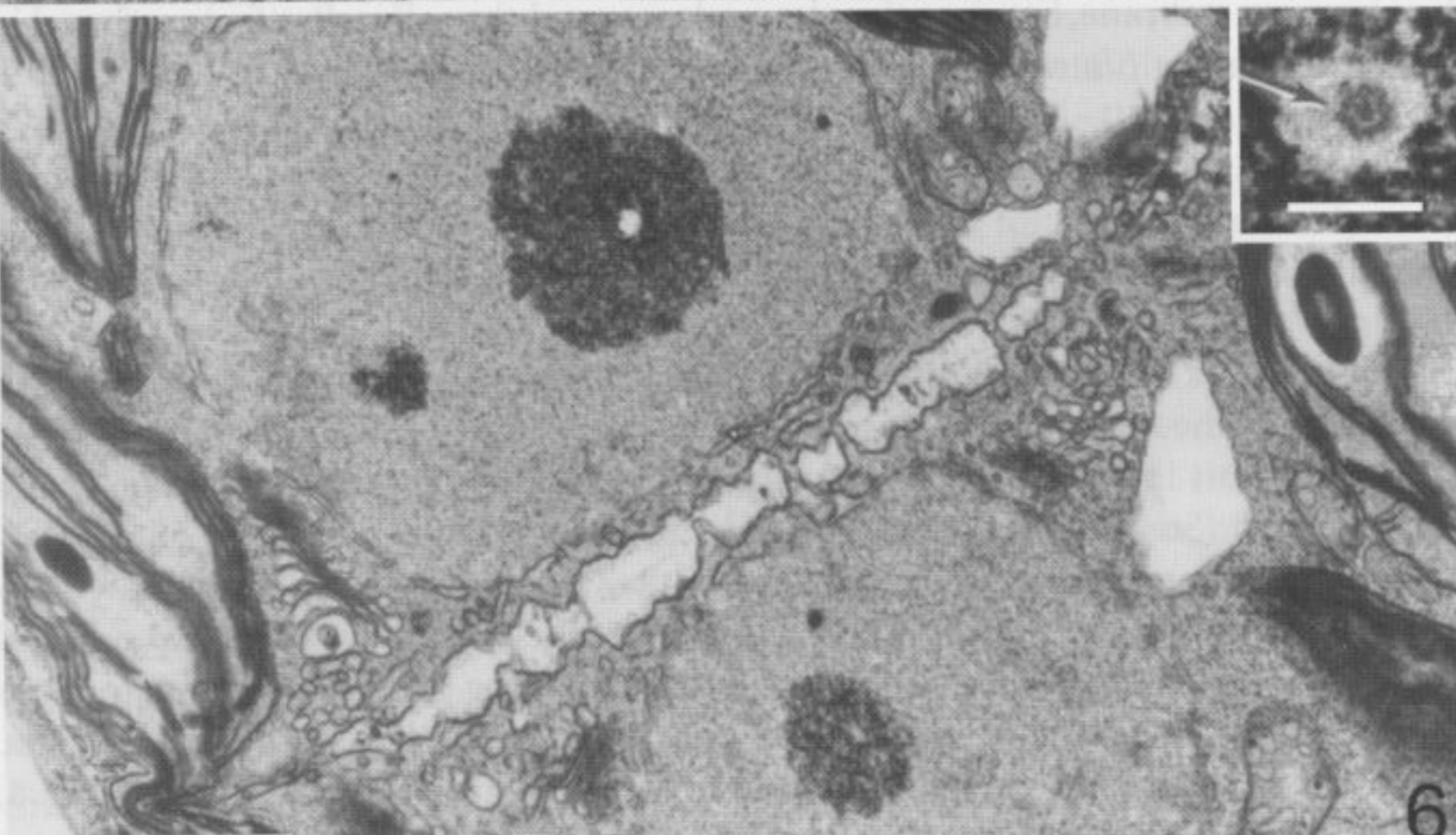
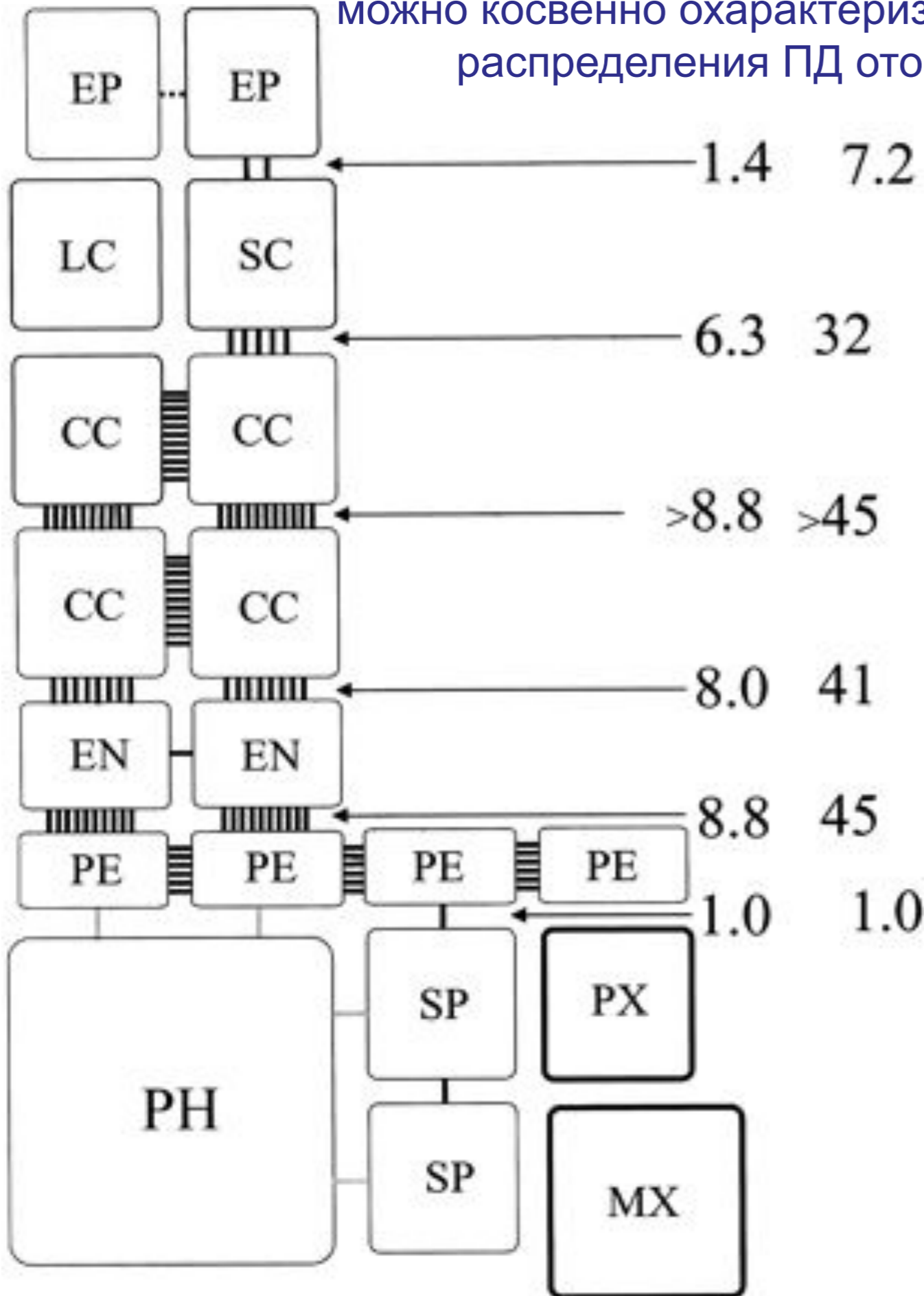


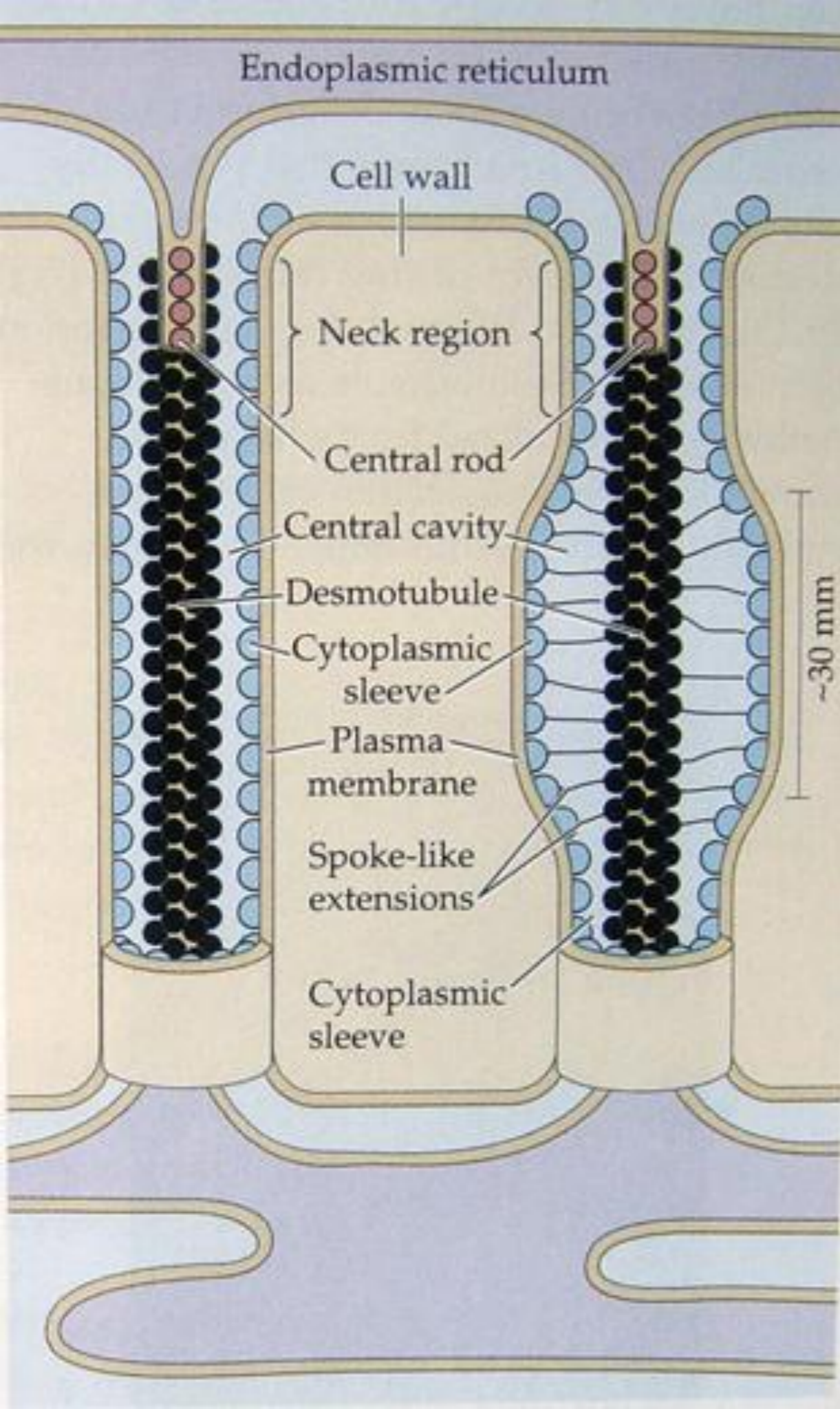
Рис. 6. Цитокинез с образованием фикопласта и клеточной стенки с плазмодесмами у зеленой водоросли *Uronema* (Chlorophyceae). Bar 2 μ m. На вставке видно, что через плазмодесму проходит ЭПР (стрелка). Bar 100 nm.

Существует точка зрения, что интенсивность межклеточного транспорта можно косвенно охарактеризовать структурно – на основании плотности распределения ПД отображенной в виде плазмодесмограмм



Плазмодесмограмма кончика корня лука. Плотность (на μm^{-2} клеточной стенки, левый столбик) приблизительно пропорциональна частоте штриховки. Пунктир - в стенке есть несколько ПД, но плотность их не определена. Правый столбик - коэффициенты, доля участия в симпластическом транспорте. СС, центральная часть коры; EN, эндодерма; EP, эпидерма (ризодерма); LC, вытянутые клетки экзодермы; MX, метаксилема; PE, перицикл; PH, флоэма; PX, протоксилема; SC, короткие клетки экзодермы; SP, стеллярная паренхима.

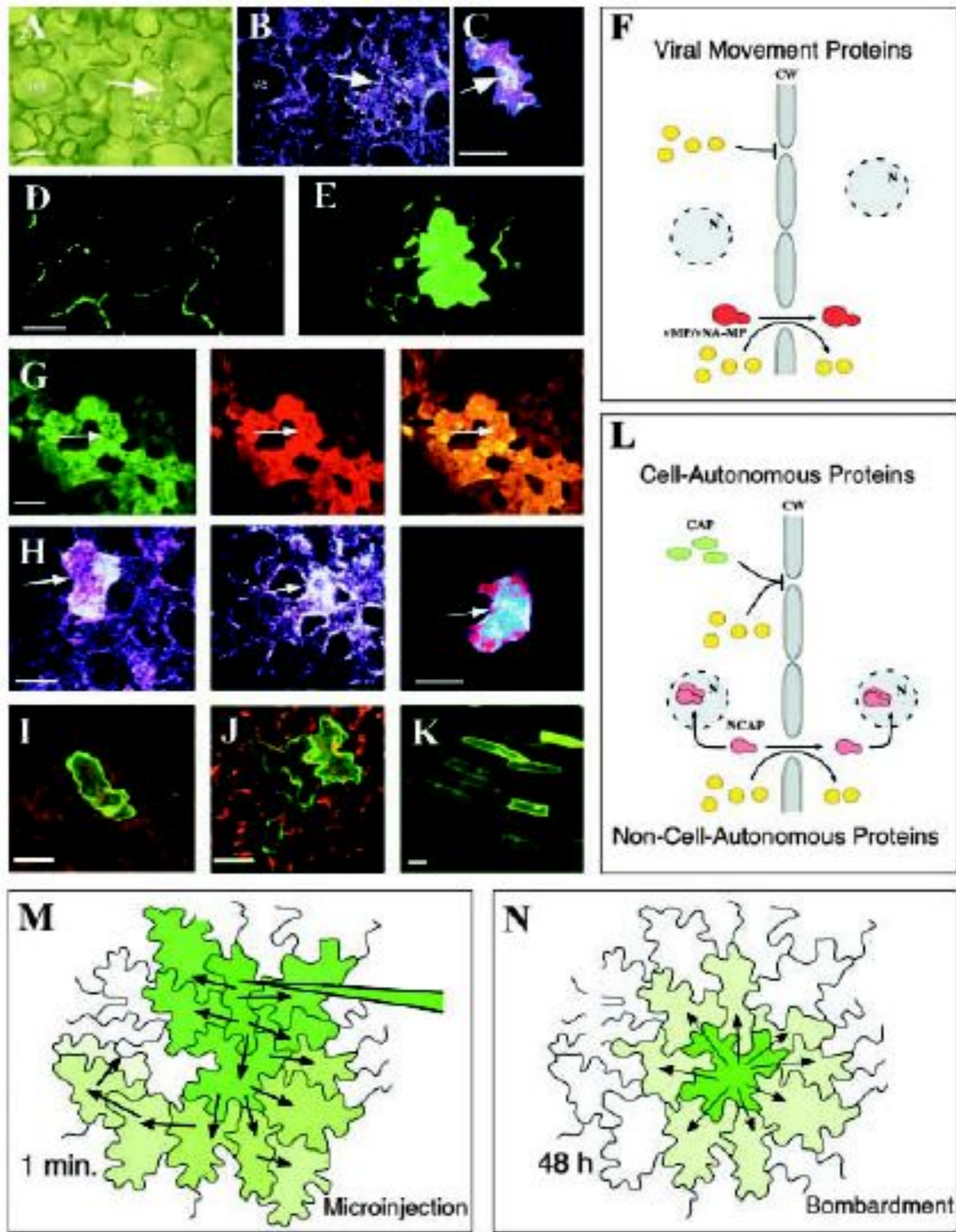
- Примеры симпластической изоляции:
 - замыкающие клетки устьиц
 - трахеальные элементы перед апоптозом



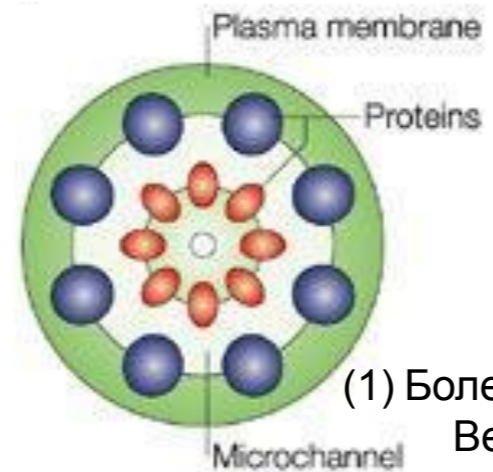
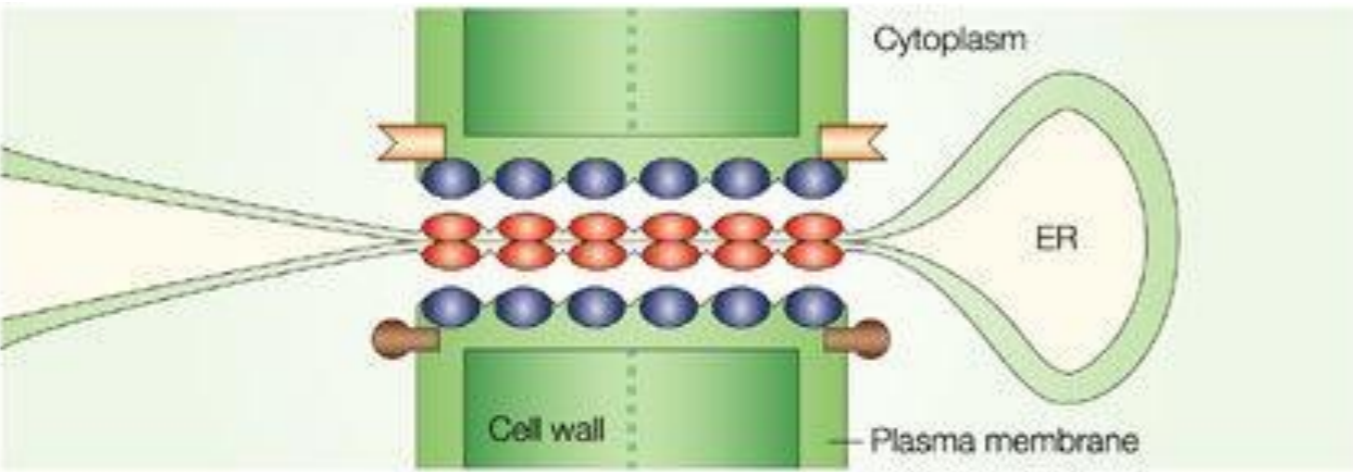
Конформационные изменения белков существенно изменяют пропускную способность ПД (от 800 до 1.200 Да до 20-30 кДа).

Пропускная способность щелевых контактов животных, изменяется в пределах от 1 до 3 кДа.

Сначала это явление было открыто для вирусов. Были описаны так называемые вирусные протеины для движения (viral movement proteins), кодируемые геномом вируса (например вирус табачной мозаики), которые «открывают» ПД и в симпорте с вирусами из клетки в клетку проходят и другие белки. Впоследствии выяснилось, что movement proteins кодируются и геномами самих растений. Таким образом было открыто явление существования механизма активного транспорта через ПД опосредованного белками-переносчиками.



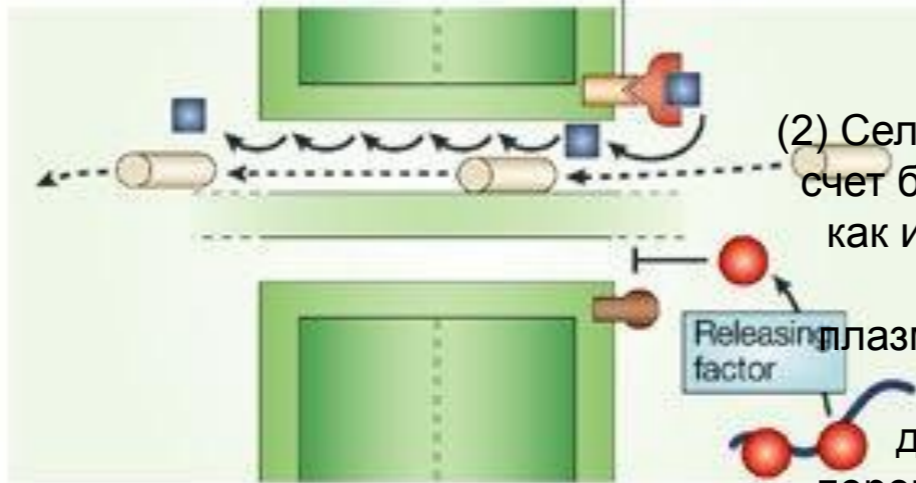
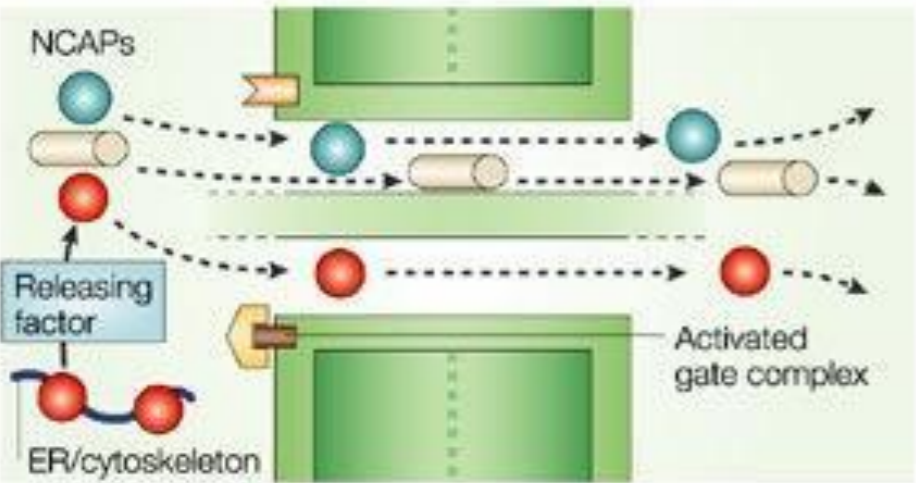
У растений сосуществует два различных механизма транспорта через плазмодесмы.



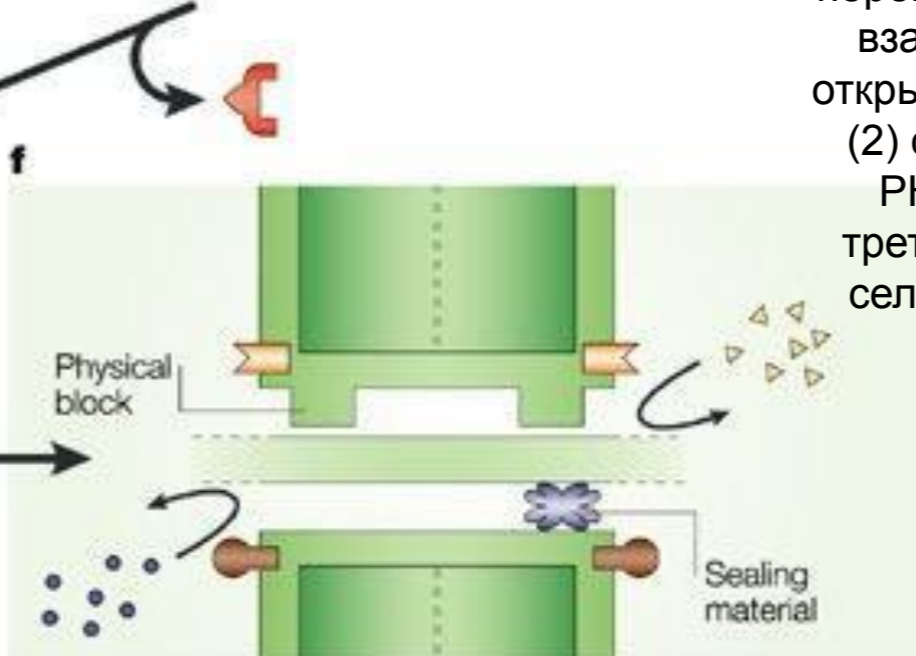
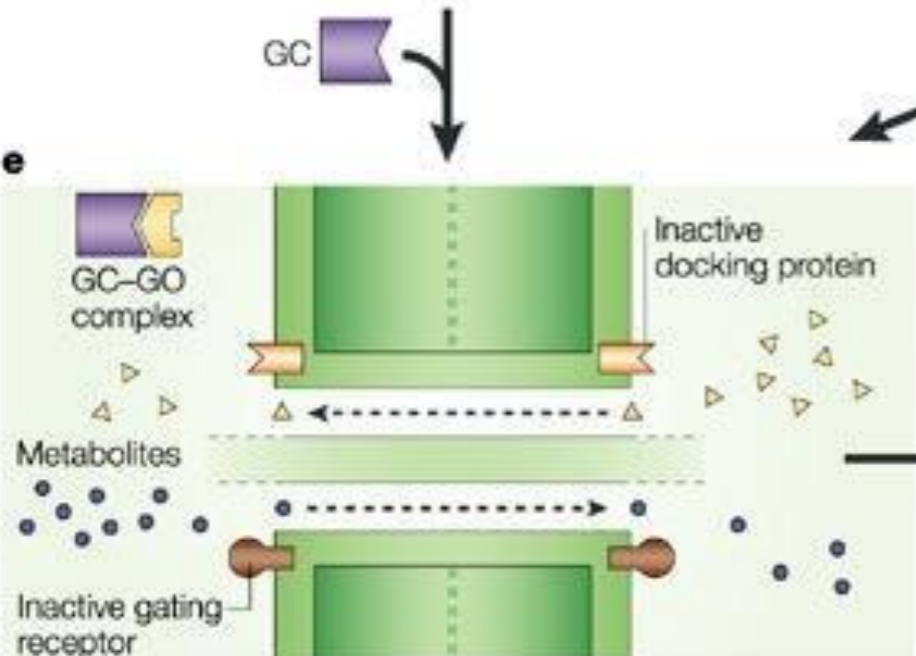
(1) Более древний неселективный транспорт. Вероятно переход от неуправляемой диффузии водорослей к селективному транспорту. Хотя сам транспорт пассивный, на плазмалемме существуют белки, осуществляющие «открытие» (GO) (расширение) и закрытие (GC) (сужение) цитоплазматического плазмодесменного канала.

Неселективный транспорт

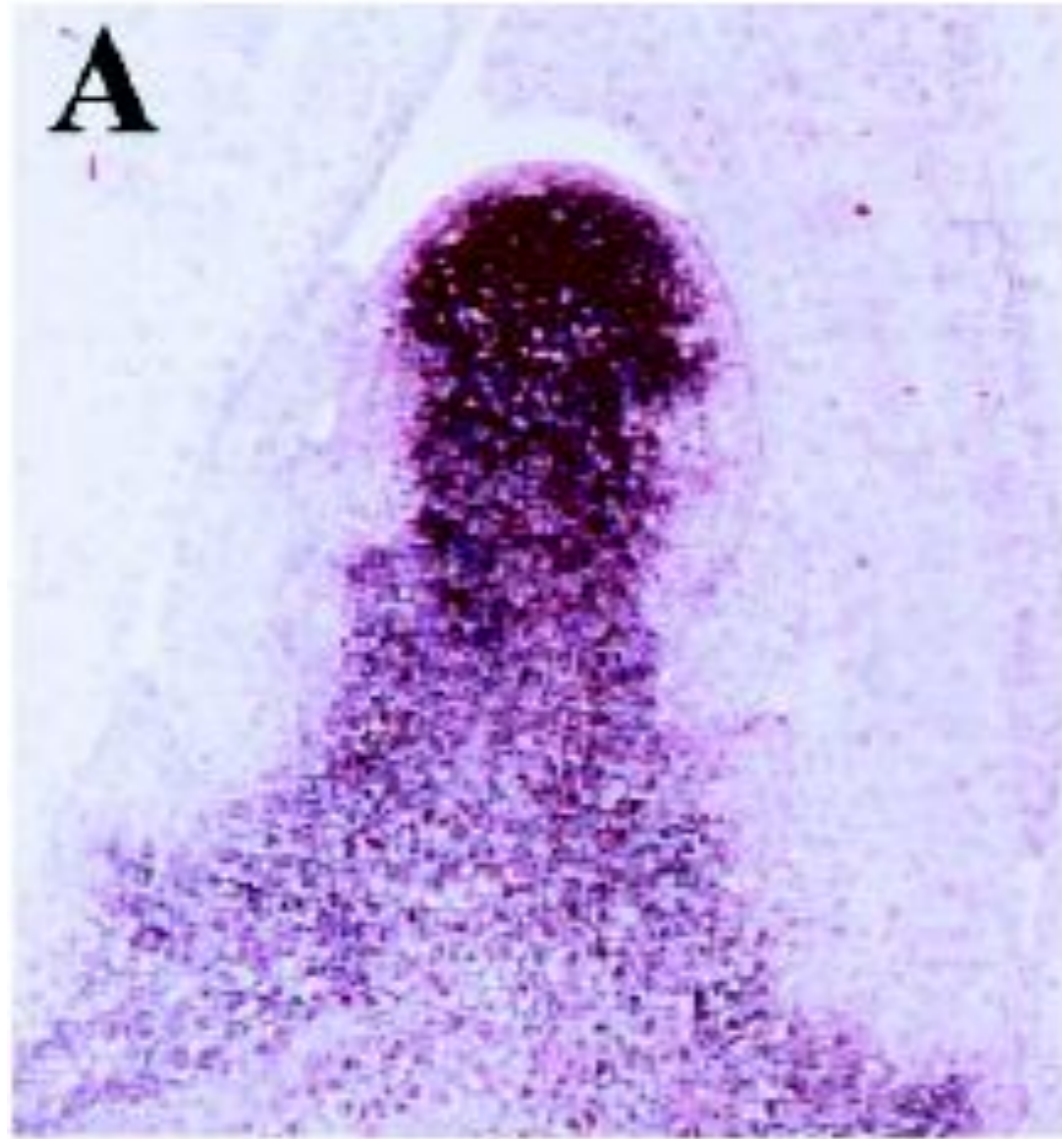
Селективный транспорт



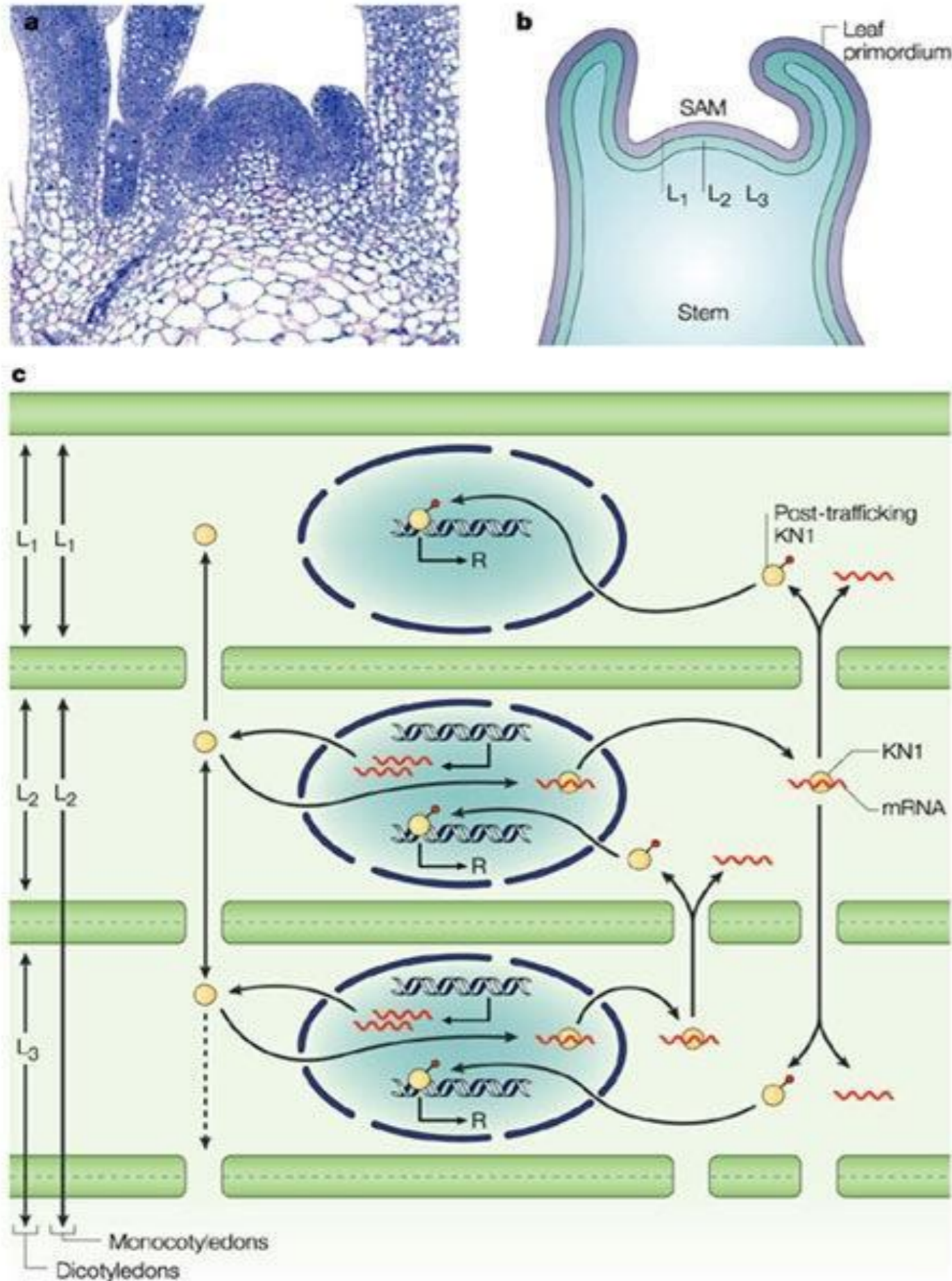
(2) Селективный транспорт. Осуществляется за счет белок-белковых взаимодействий. Так же, как и неселективный транспорт, основан на обратимом изменении диаметра плазмодесменного канала. Его специфика в том, что белок или РНП комплекс доставляется в комплексе с белком-переносчиком (или шапероном), который (1) взаимодействует с закрывающим, или открывающим / закрывающим канал белком, (2) обеспечивая транслокацию белка или РНП через плазмодесму изменяет его третичную структуру (конформацию). При селективном транспорте также возможен симпорт небольших молекул.



Примеры изменения свойств белков при прохождении через плазмодесмы



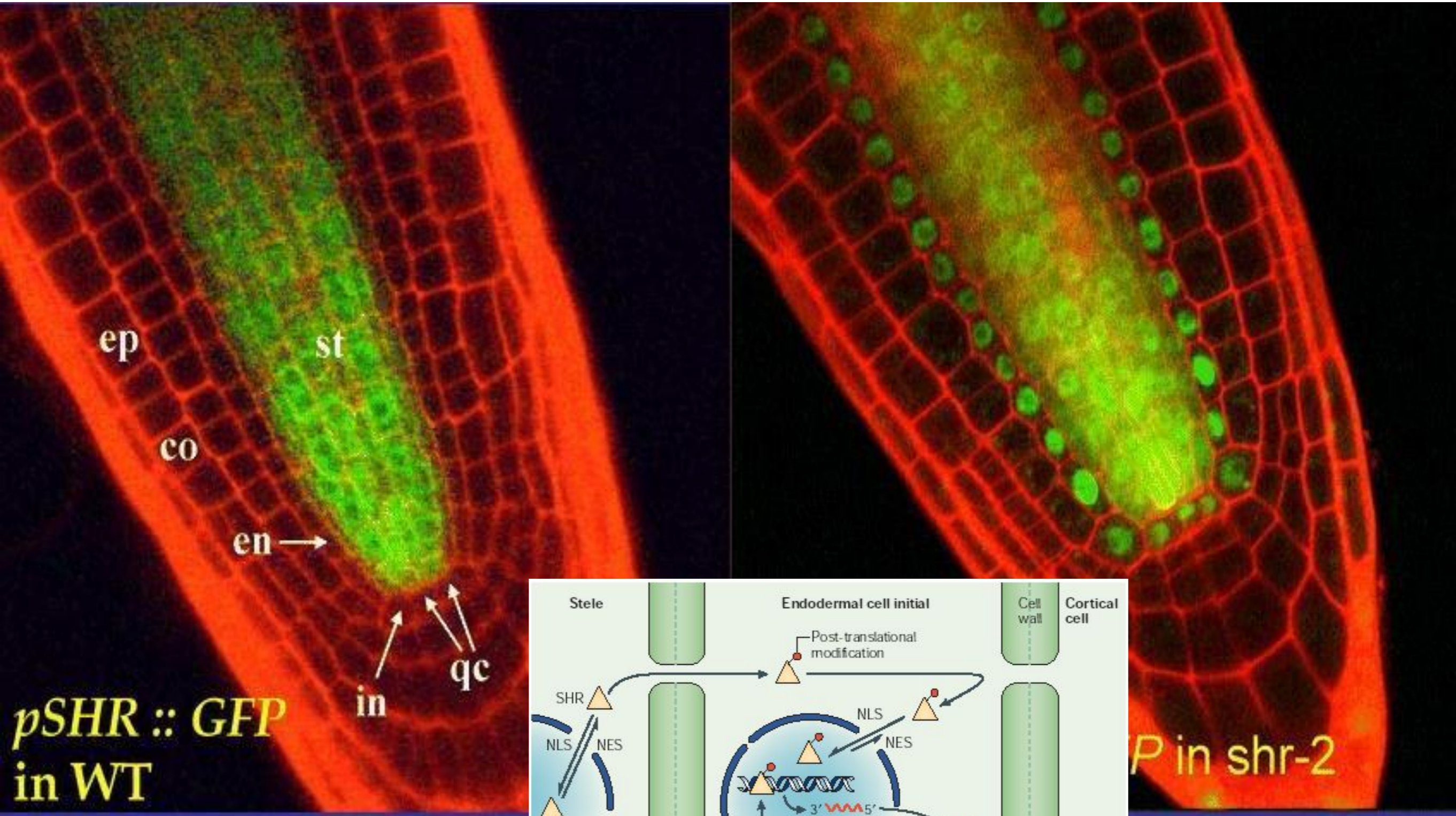
Локализация мРНК меристемспецифичного гена KN1 (KNOX) в апикальной меристеме кукурузы. Транскрипт во всех клетках апекса кроме наружного слоя туники. Иммунолокализация белка KN1. Белок во всех клетках апекса.



Модель, иллюстрирующая перемещение белка KN1, сопровождающееся изменением его конформации и, предположительно, свойств. В подповерхностных слоях апикальной меристемы (L2 и L3), белок KN1 может связываться со своей собственной мРНК, формируя рибонуклеопротеиновый комплекс. Его присутствие в клетках L2 способствует осуществлению его симпластического транспорта в клетки соседних слоев (L1 и L3). Проходя через плазмодесмы он претерпевает изменения, затем диссоциирует от своей мРНК, попадает в ядро и действует как транскрипционный фактор, активируя соответствующую программу развития (R). Это поддерживает существование сигнального каскада между клетками разных слоев апикальной меристемы, поскольку функция каждого подлежащего слоя АМ - в доставке функционально компетентного KN1 в соседний выше лежащий слой клеток.

Ген SHORTROOT (SHR) необходим для дифференциации клеток эндодермы.

Транскрипция в стеле, белок - в будущих клетках эндодермы. Белок приобретает компетентность запускать программу дифференцировки при прохождении через плазмодесмы.



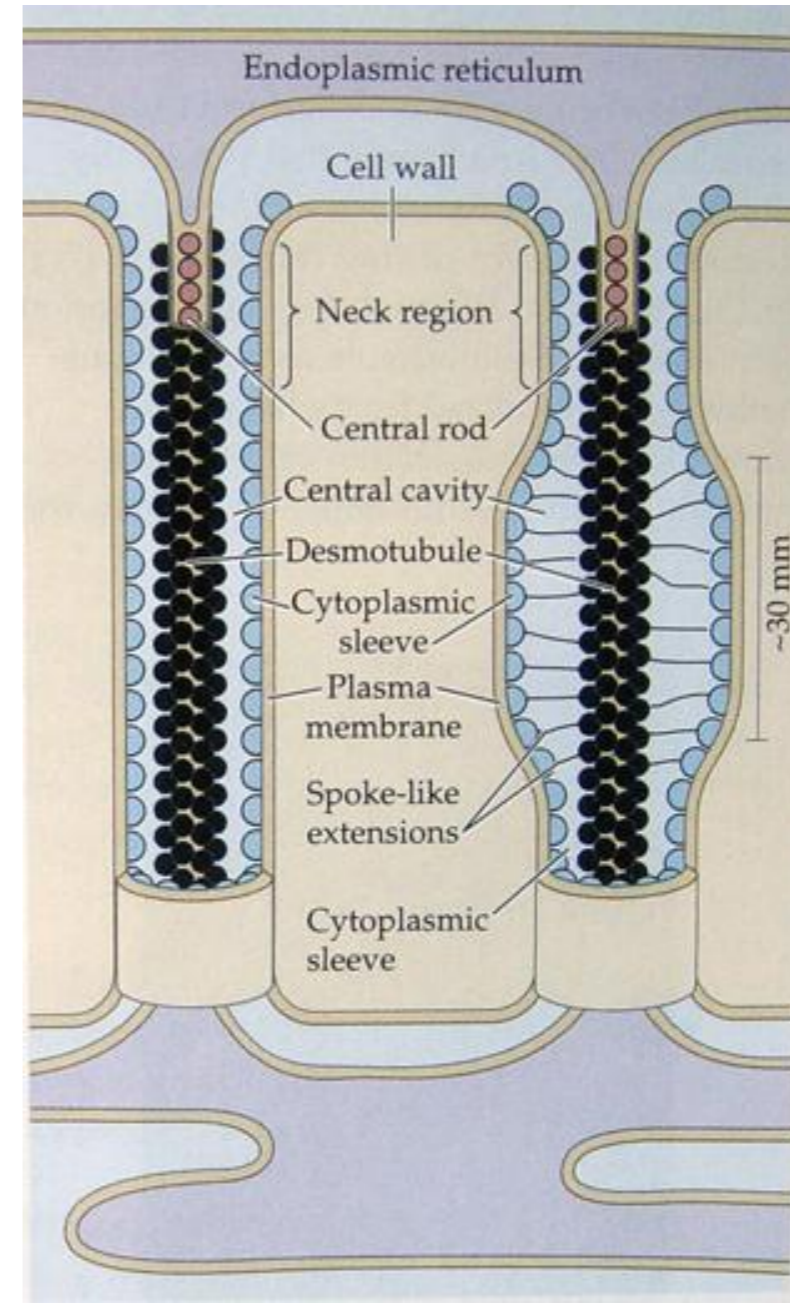
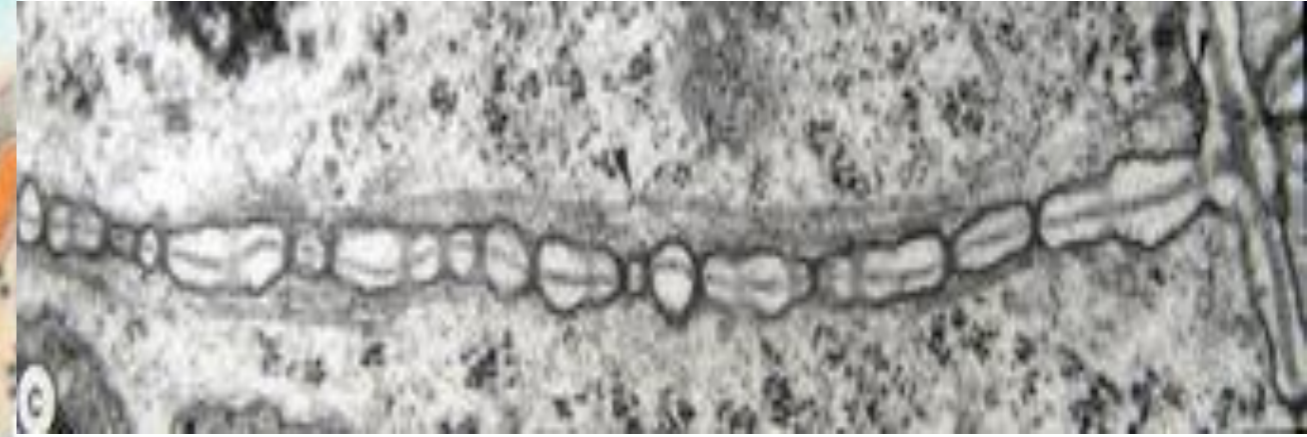
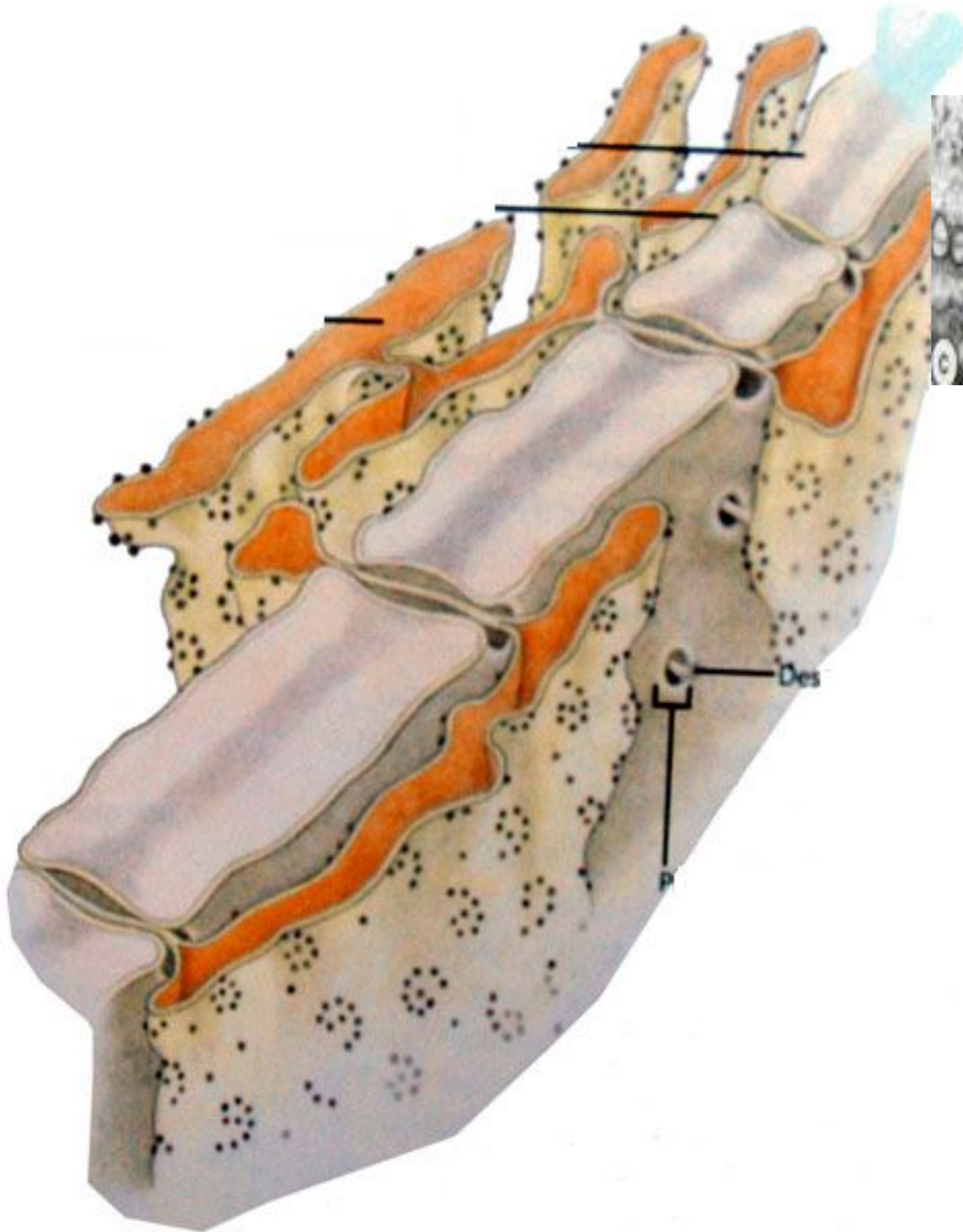
pSHR :: GFP
in WT

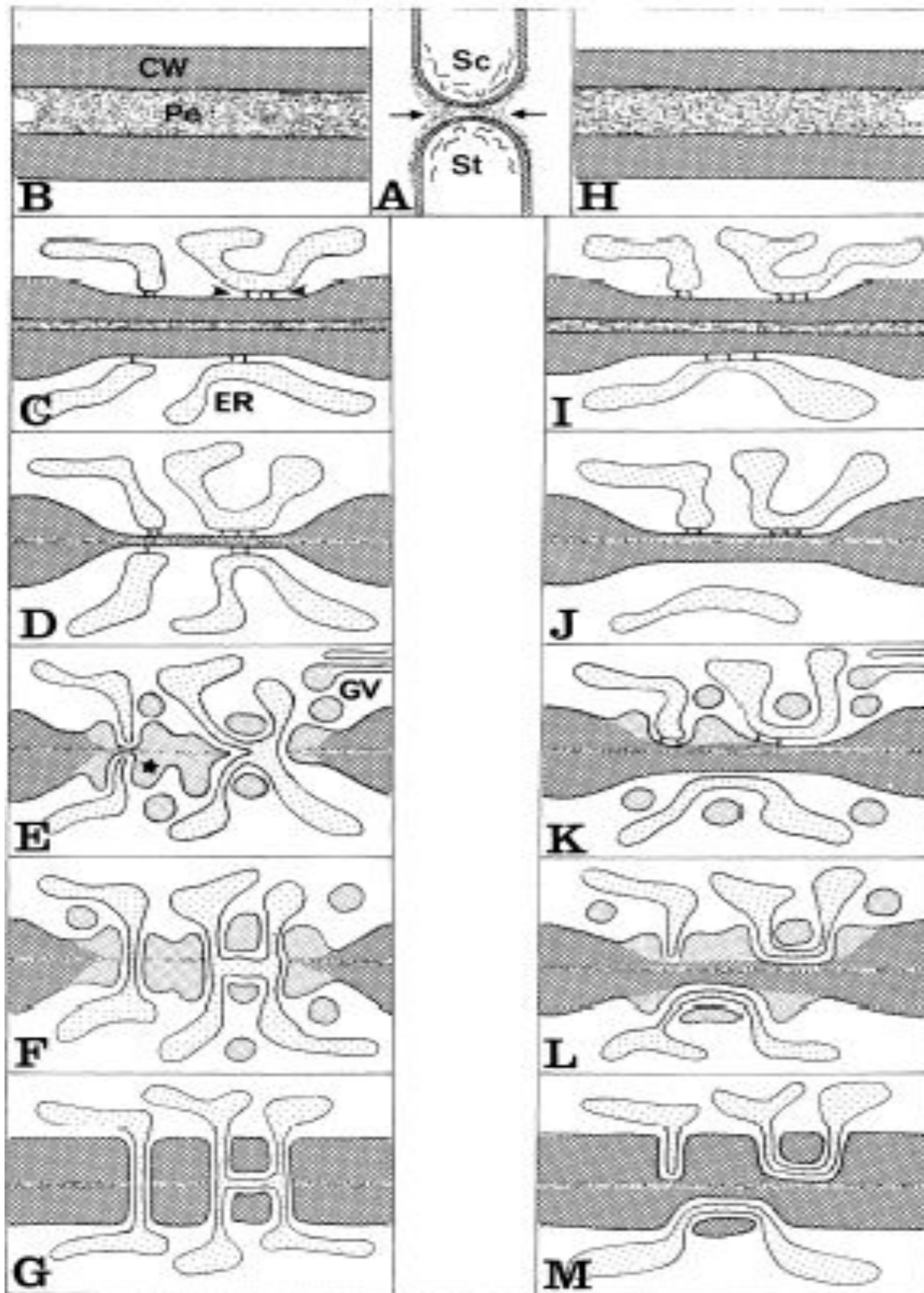
P in shr-2

Симпластическая организация: эволюционный аспект.

Понятие о первичных и вторичных плазмодесмах

Первичные плазмодесмы формируются во время цитокинеза





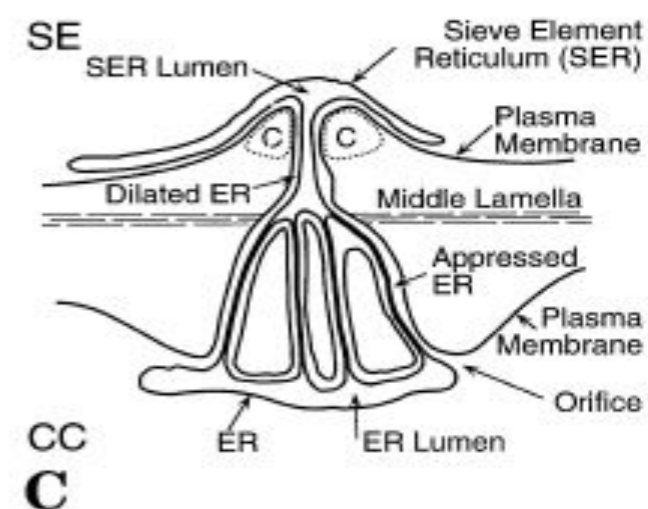
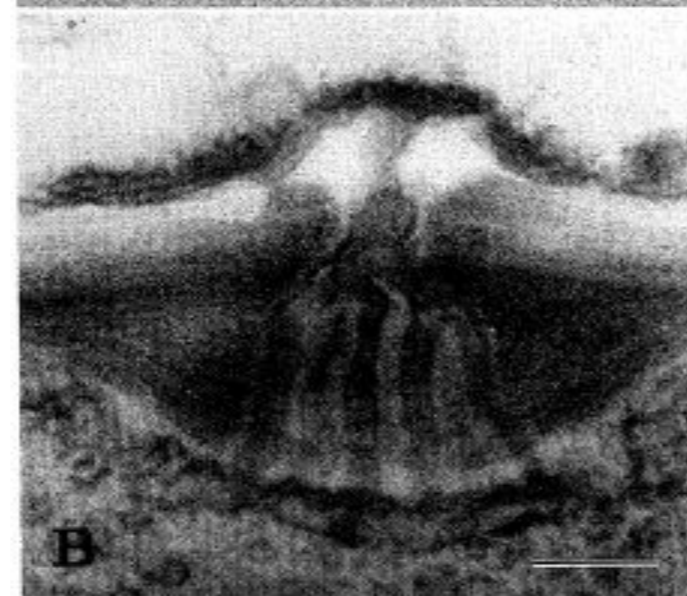
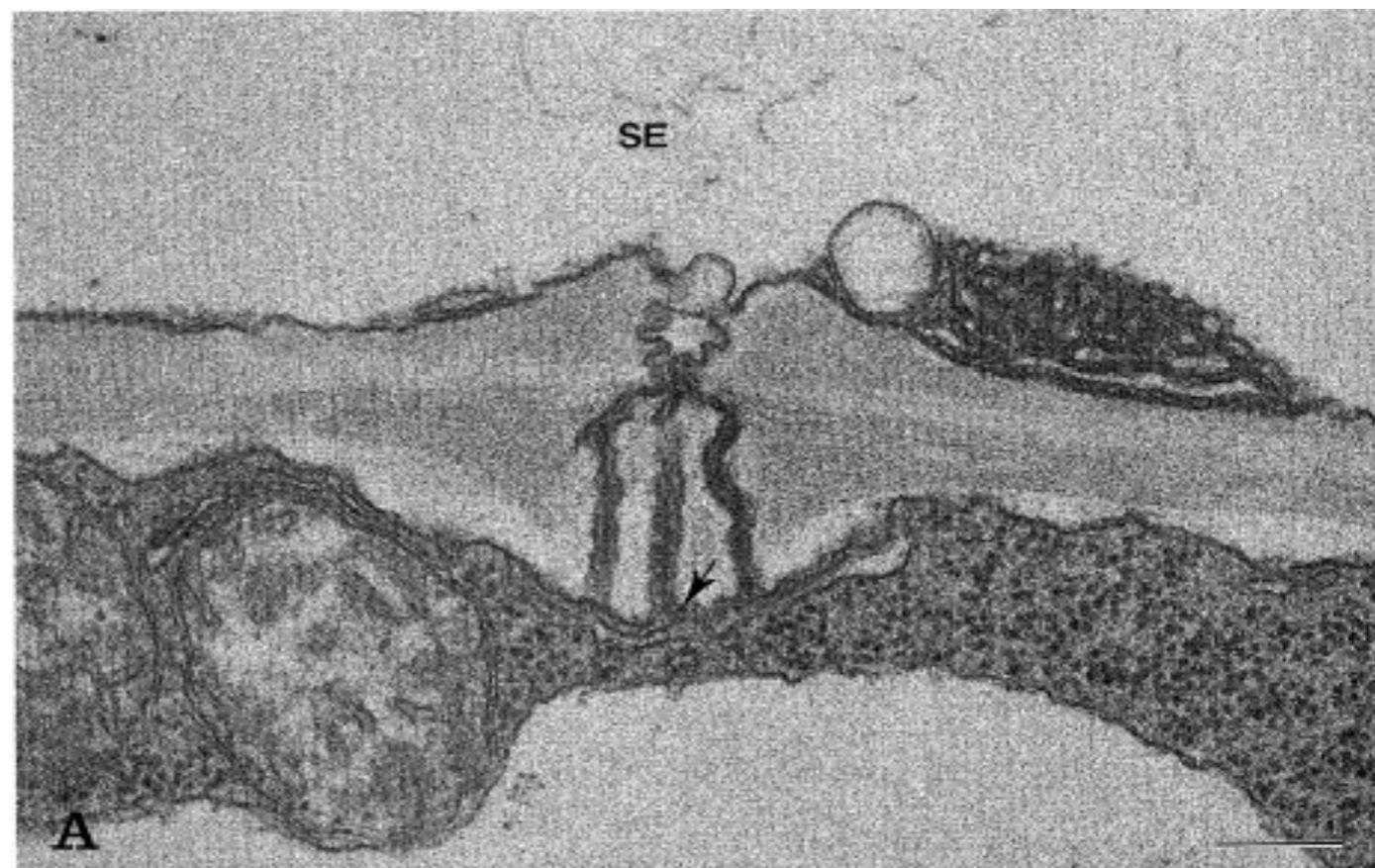
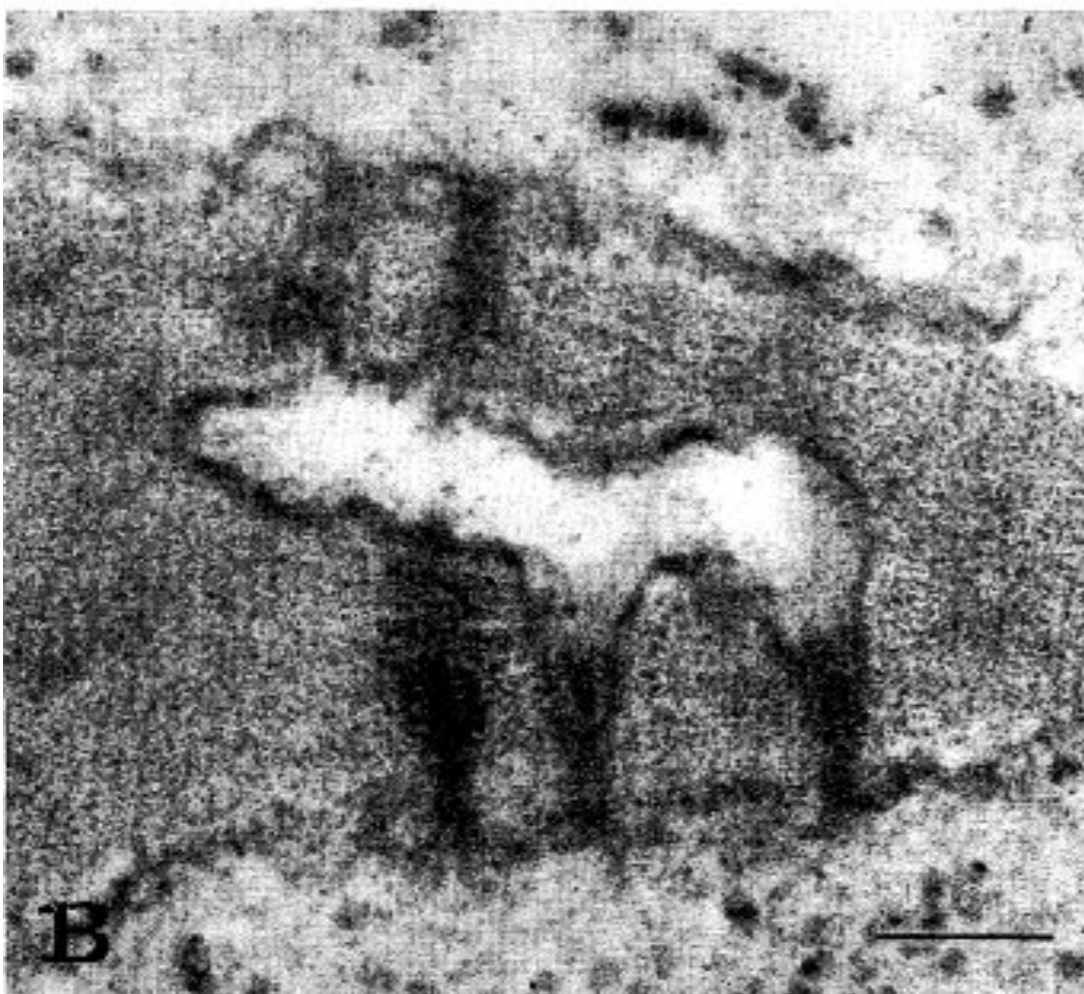
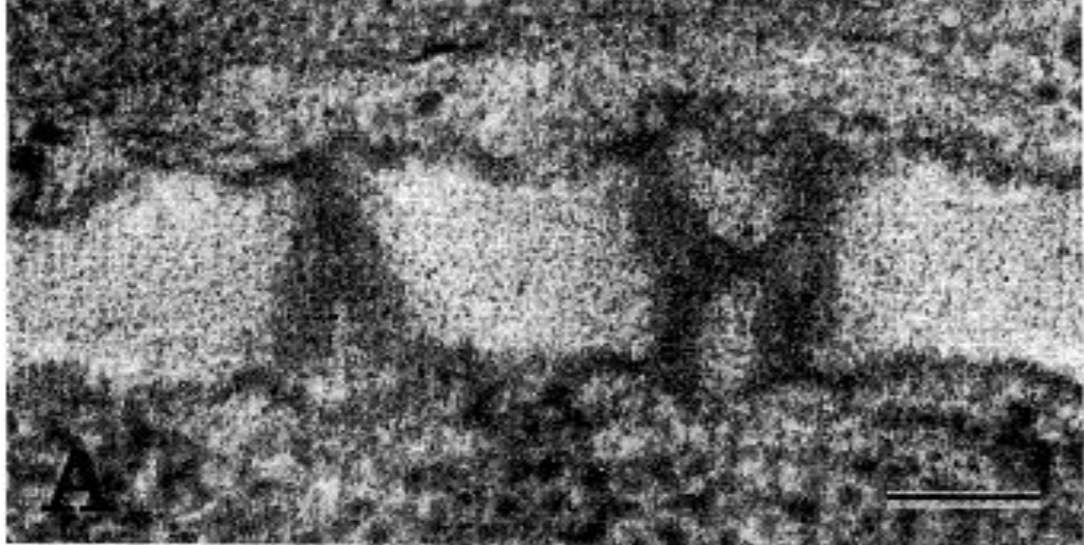
Вторичные плазмодесмы.

Механизм формирования проиллюстрирован на примере установления контактов между подвоем и привоем: ферментативное растворение клеточной стенки с последующим слиянием плазмалеммы и ЭПР соседних клеток.

Изначально описаны между несколькими специфическими клеточными типами:

- при установлении контакта между подвоем и привоем
- между ситовидным элементом и клеткой-спутницей
- между туникой и корпусом.

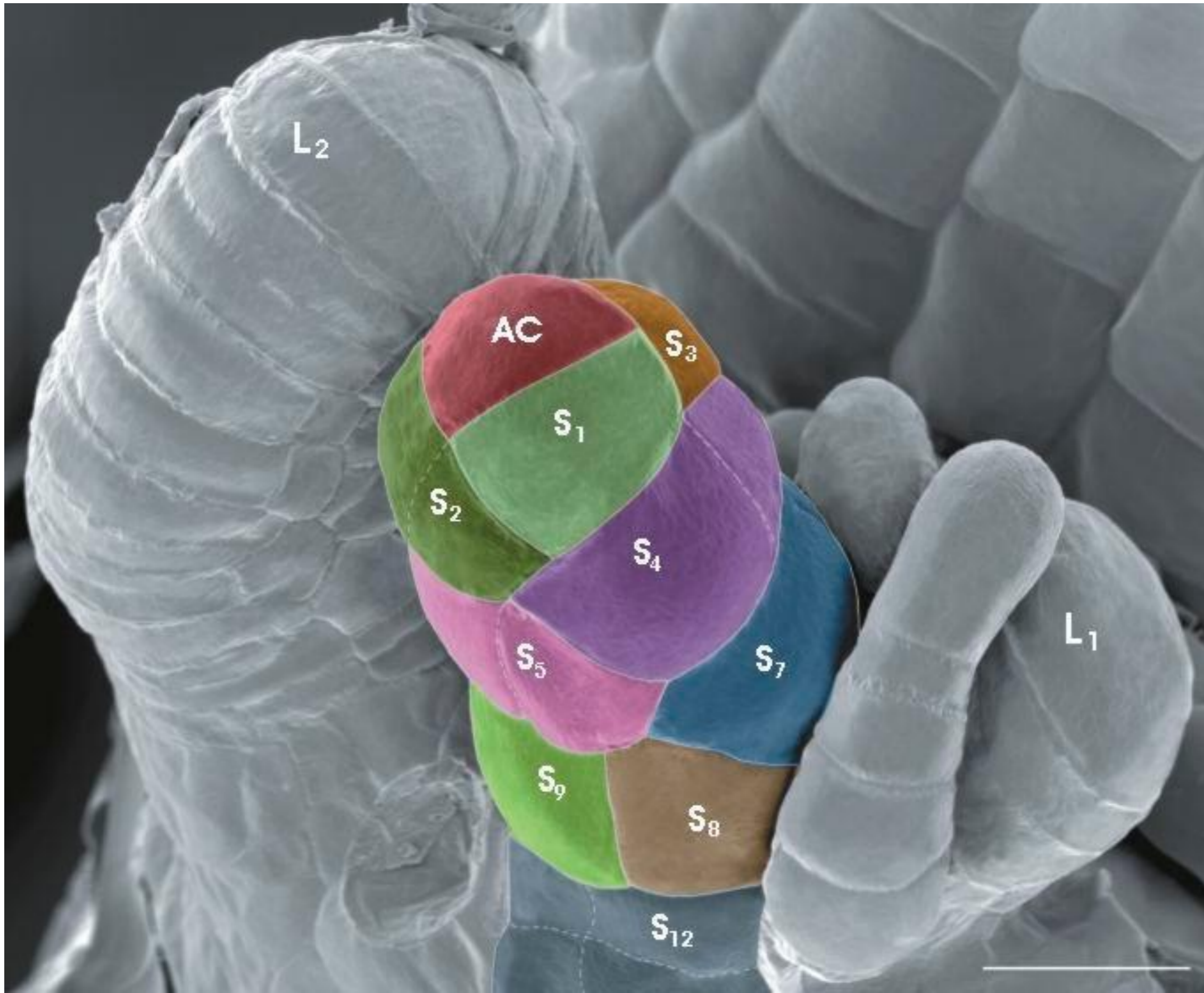
В настоящее время морфометрически доказано, что вторичные плазмодесмы формируются в ходе нормального морфогенеза цветковых растений



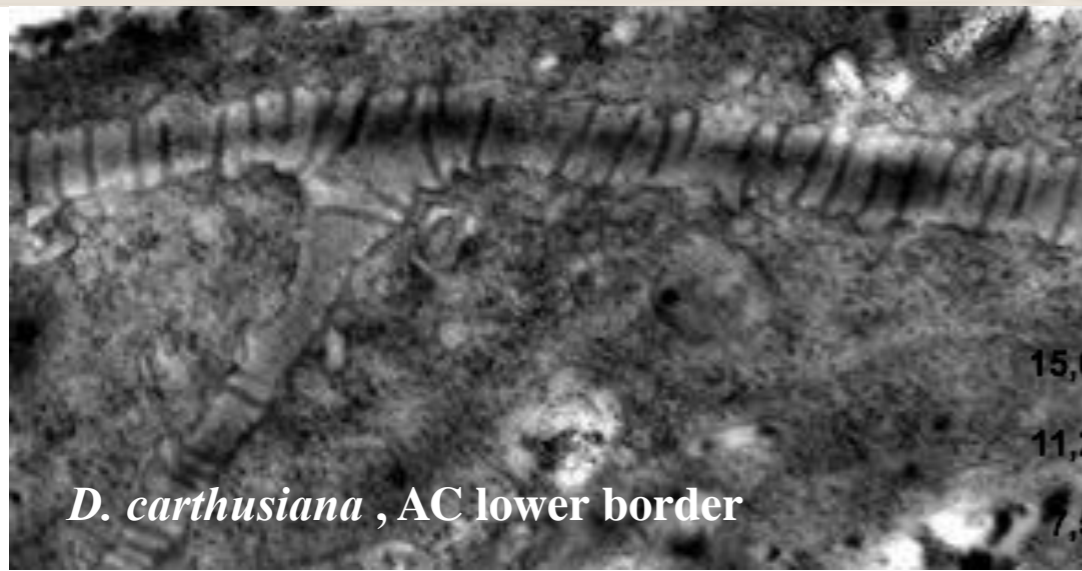
Формирование вторичных плазмодесм между клетками мезофилла. А - 1 шаг - слияние двух соседних первичных плазмодесм в результате образует H-образную вторичную плазмодесму благодаря объединению участков ЭПР. В - полностью сформированная вторичная плазмодесма.

Вторичные плазмодесмы между ситовидным элементом и клеткой-спутницей. Стрелками указана непрерывность ЭПР десмотрубки и в соседних клетках. Гладкий ЭПР (SER) образует "шапочку" со стороны ситовидного элемента.

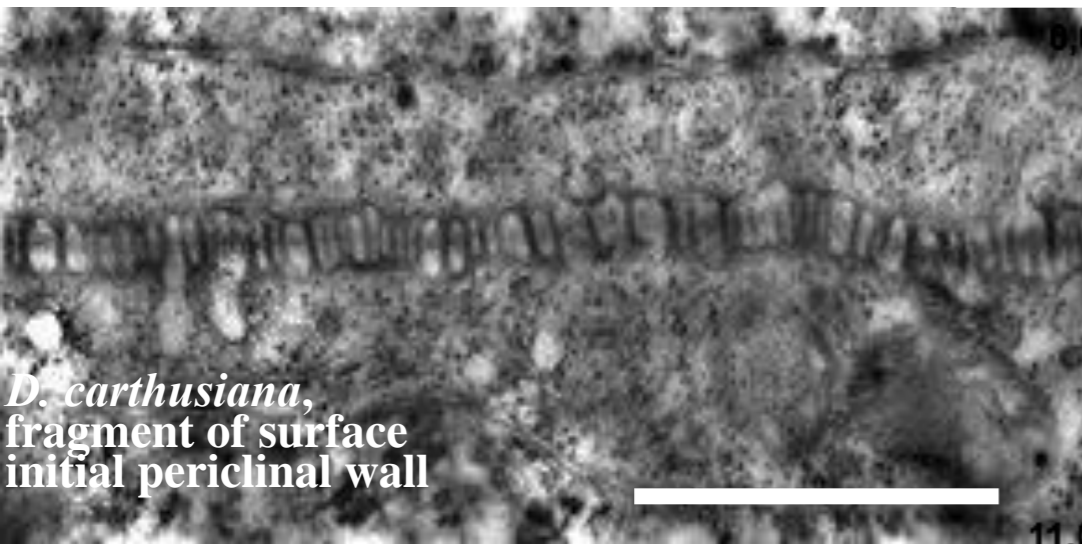
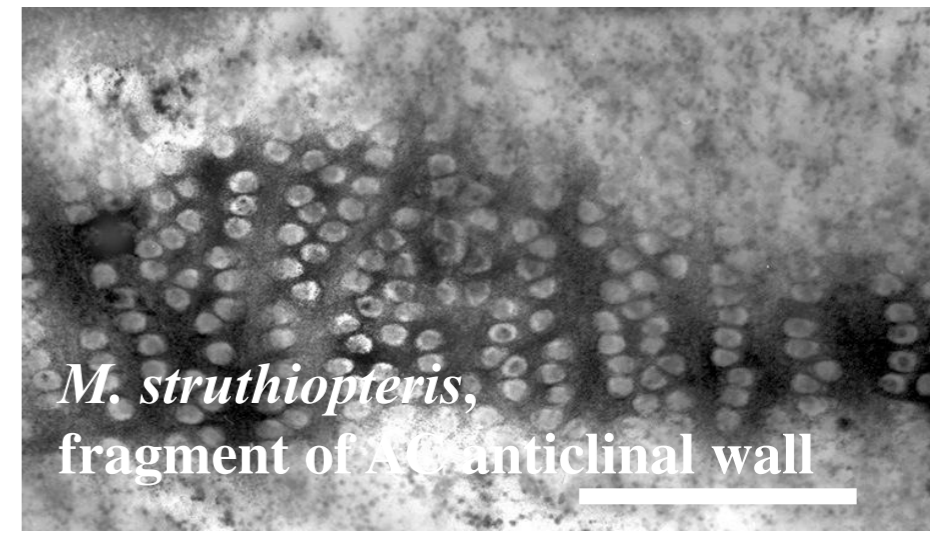
У растений в апикальной меристеме которых - единственная клетка не описано формирование вторичных плазмодесм .



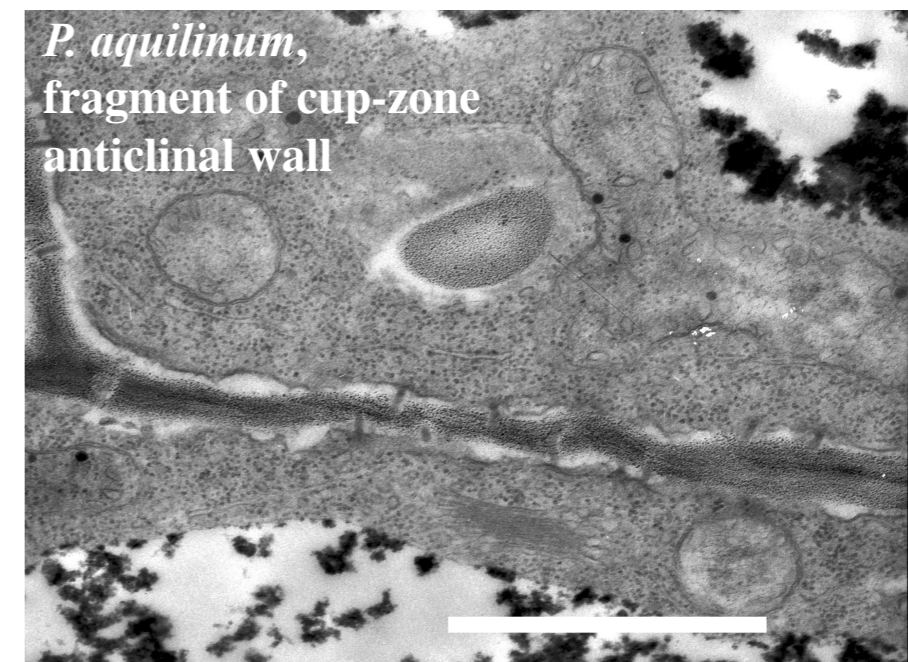
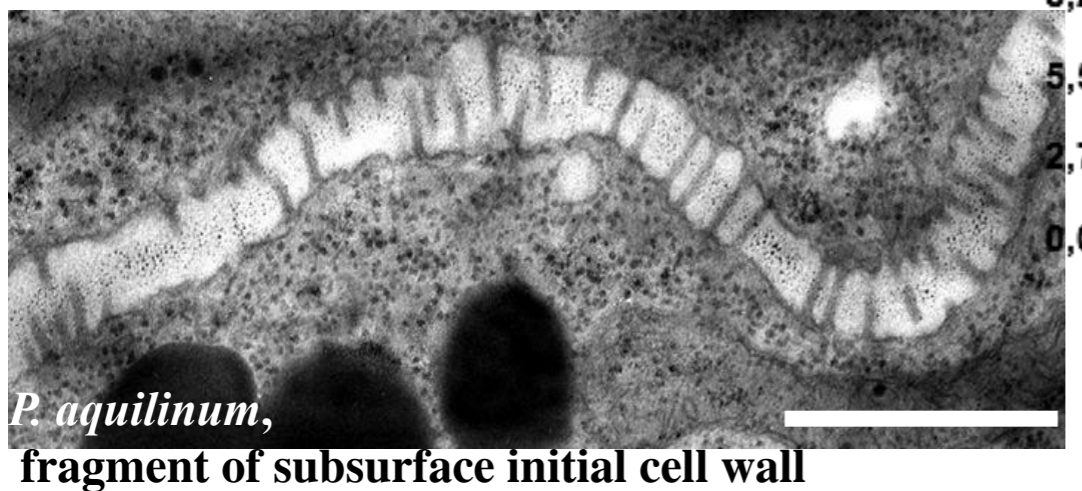
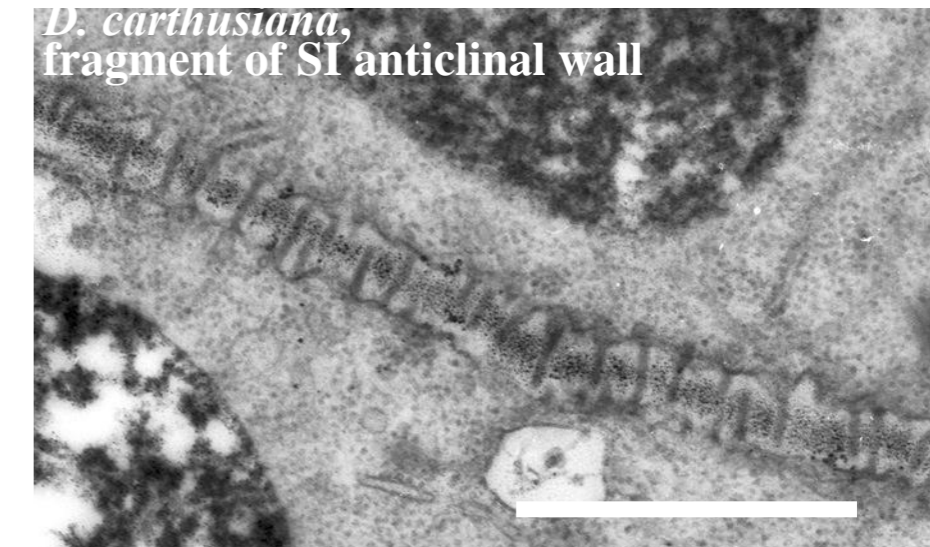
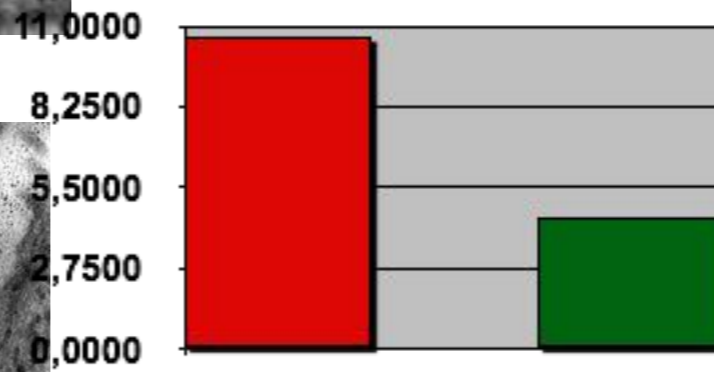
Плазмодесмы спорофитов папоротников *D. carthusiana*, *P. aquilinum*, *M. struthiopteris* and *A. filix-femina* – первичные.



Density of plasmodesmata per μm^2 (*D. carthusiana*)



Density of plasmodesmata per μm^2 (*A. filix-femina*)



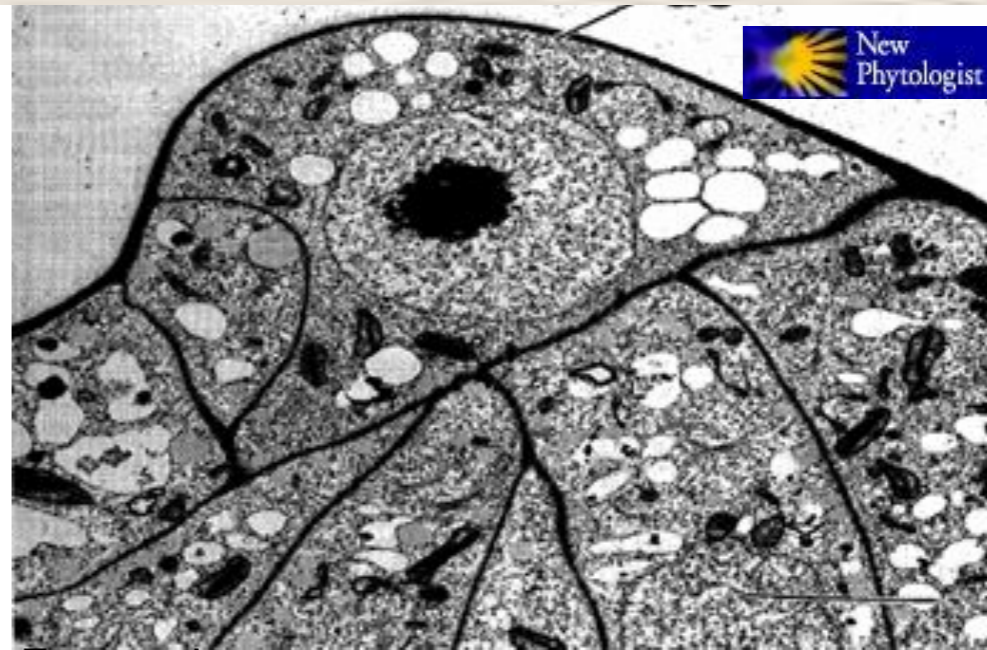
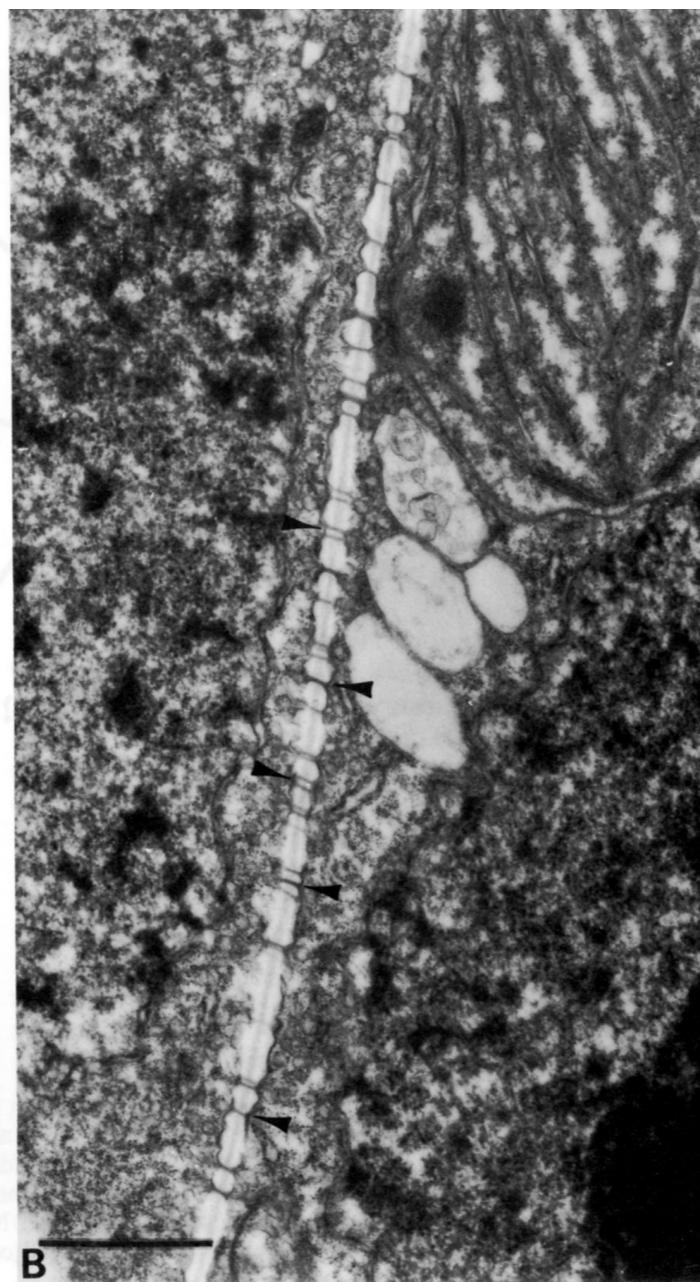
Bar 1 μm

И первичные плазмодесмы, и единственная АК присутствуют в обеих фазах жизненного цикла в таких таксономических удаленных группах гаметофиты мхов, гаметофиты и спорофиты папоротников, делая эту гипотезу очень привлекательной. Однако до сих пор нет никаких данных о природе плазмодесм в АМП других таксонов несеменных растений с и без единственной АК.



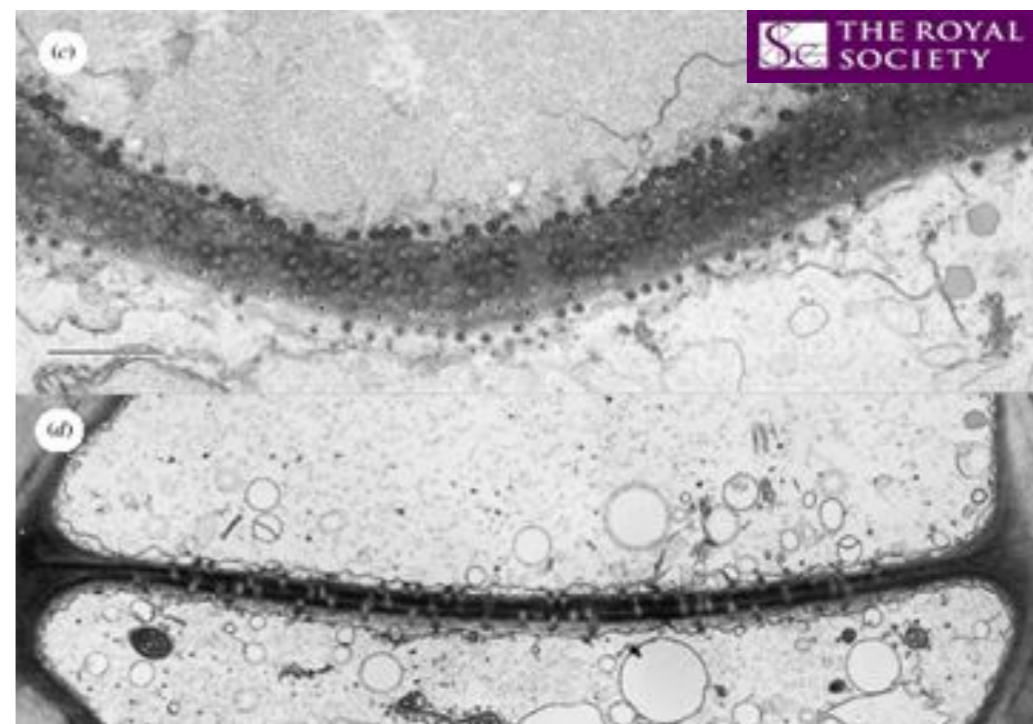
Гаметофит папоротника

Из: The distribution of plasmodesmata and its relationship to morphogenesis in fern gametophytes. Tilney LG, Cooke TJ, Connolly PS, Tilney MS. *Development* 1990. 110, 1209-1221.



Гаметофит мха

Ligrone, R. & Duckett J. G. 1998b Development of the leafyshoot in *Sphagnum* (Bryophyta) involves the activity of both apical and subapical meristems. *New Phytol.* 140, 581-595.



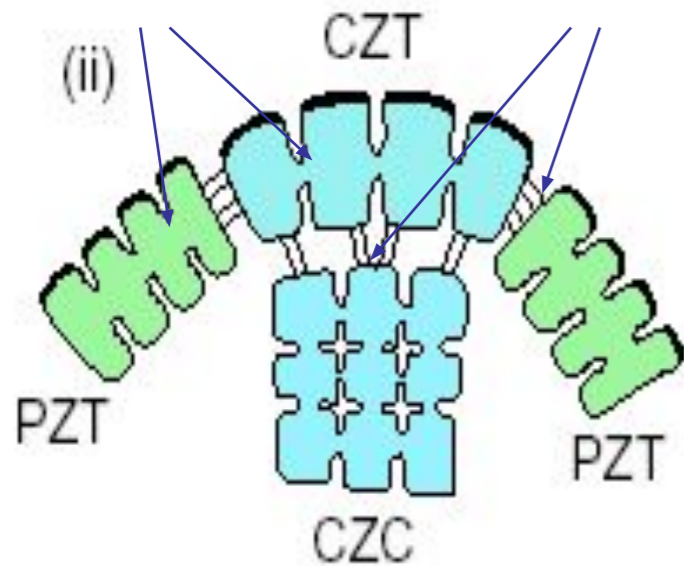
Гаметофит мха Из: Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes R. Ligrone, J. G. Duckett and K. S. Renzaglia *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* (2000) 355, 795-813

АМП с единственной инициальной клеткой и множественными апикальными инициалами различаются по способу формирования плазмодесм – путей для межклеточных коммуникаций.

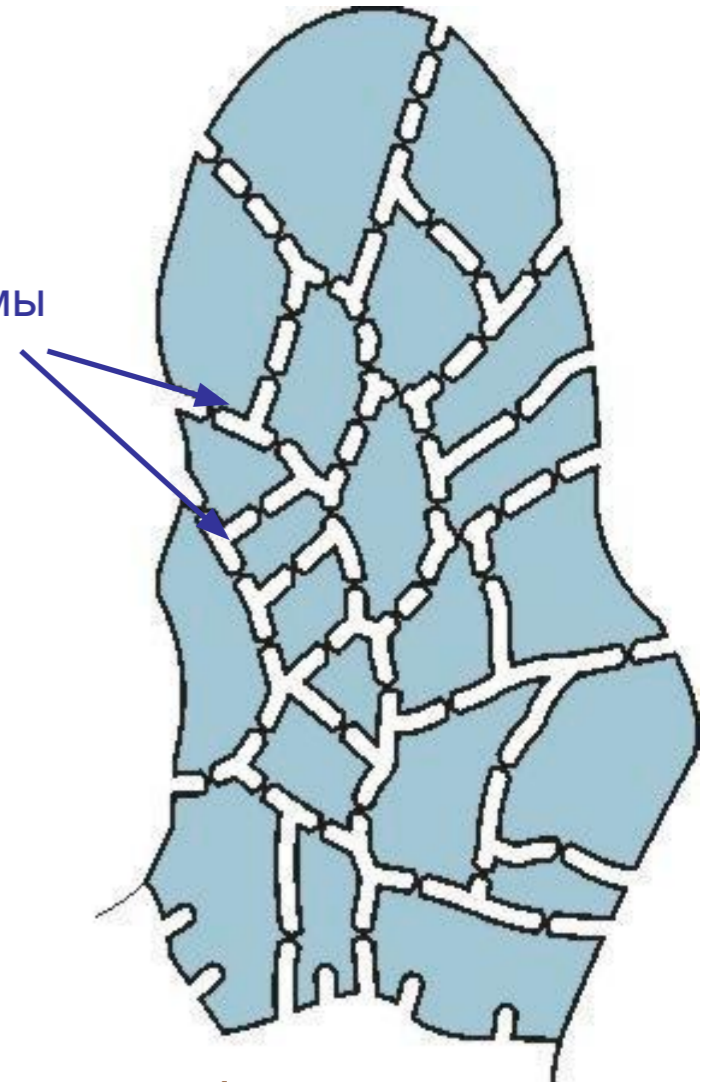


Первичные ПД

Вторичные ПД

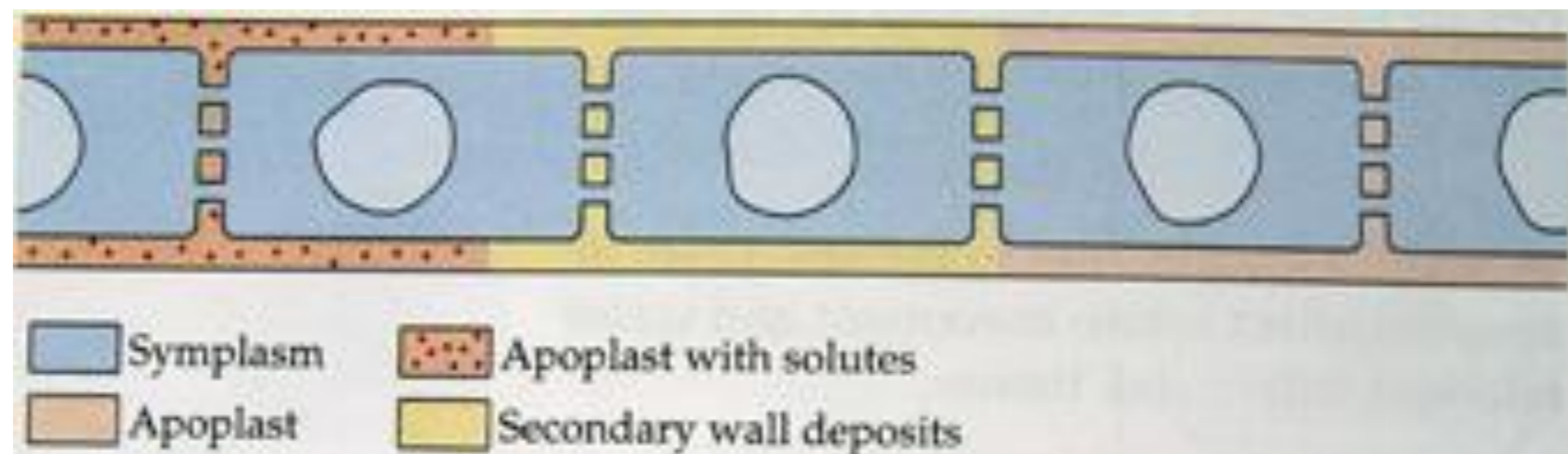
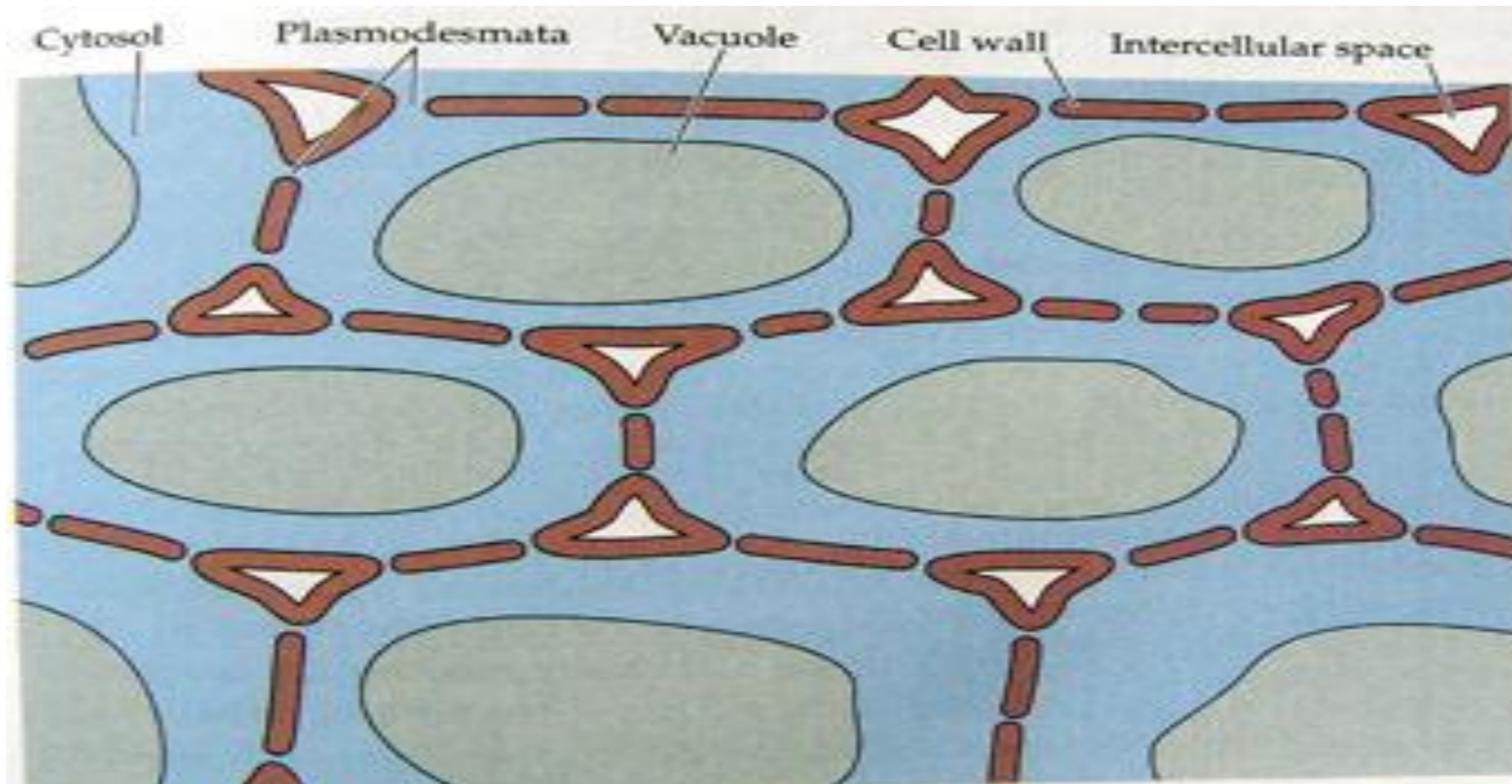


Только первичные плазмодесмы



ГИПОТЕЗА: отсутствие механизма формирования вторичных плазмодесм было решающим селективным фактором для поддержания апикальной меристемы с единственной апикальной клеткой. Все клетки, составляющие апекс побега являются производными единственной АК. Только такая структура обеспечит возможность контакта между клетками через первичные плазмодесмы.

Растение имеет надклеточную организацию и состоит из симпластических и апопластических доменов – многоклеточных образований, соединенных общей клеточной стенкой или плазмодесмами и способными к свободному обмену информацией



Еще одна функция клеточной стенки в морфогенезе



(a)

20 μm



(b)

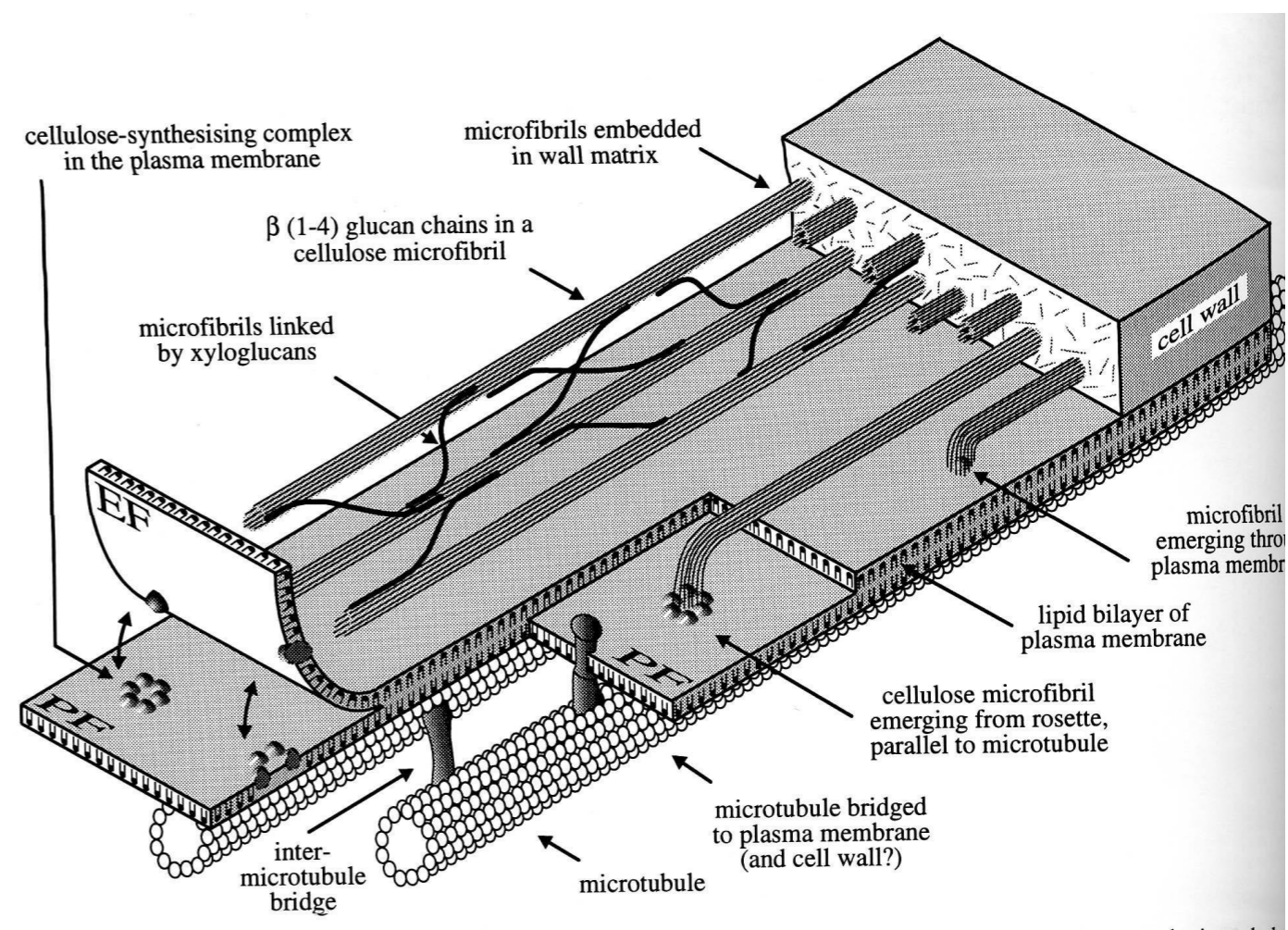
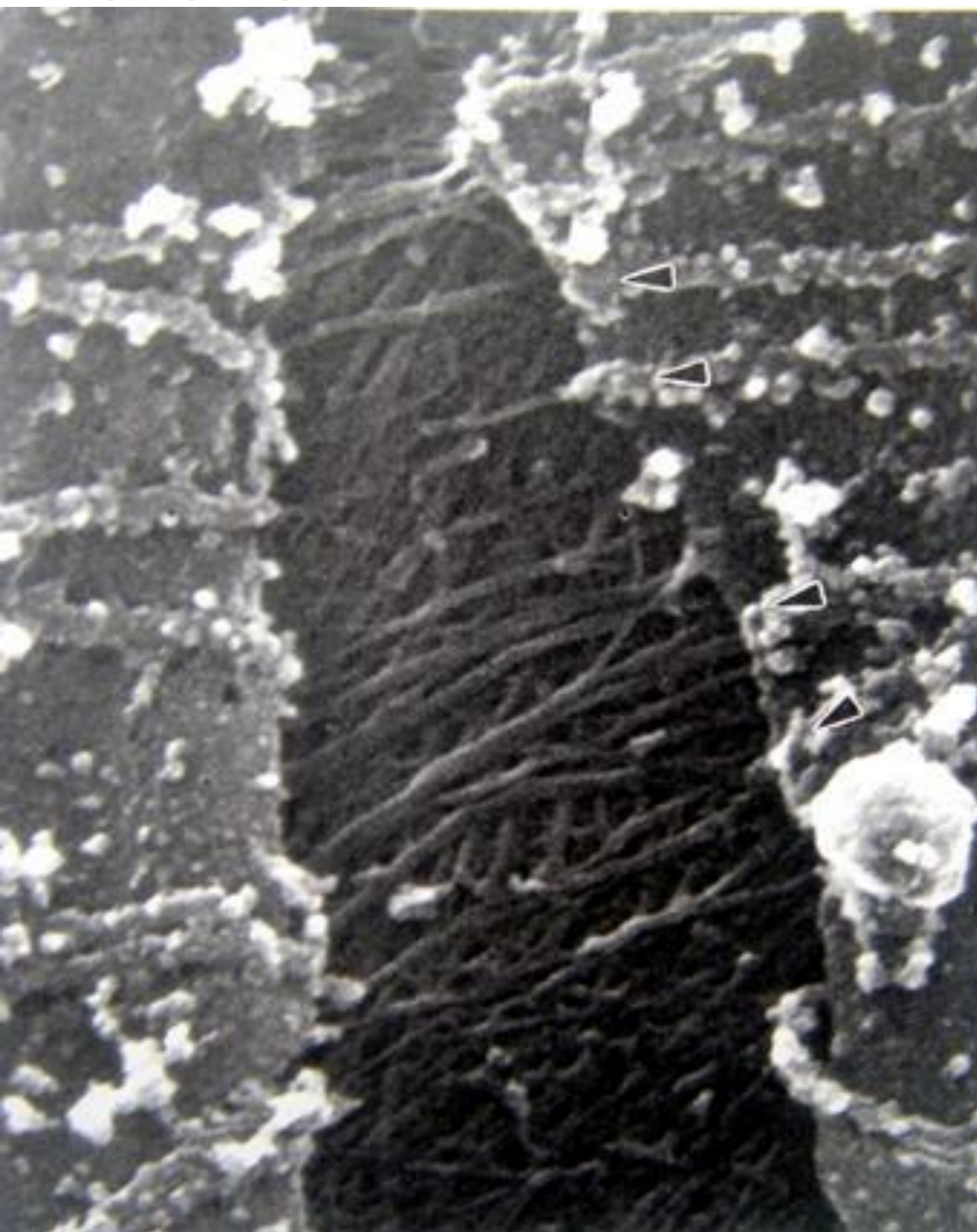
20 μm



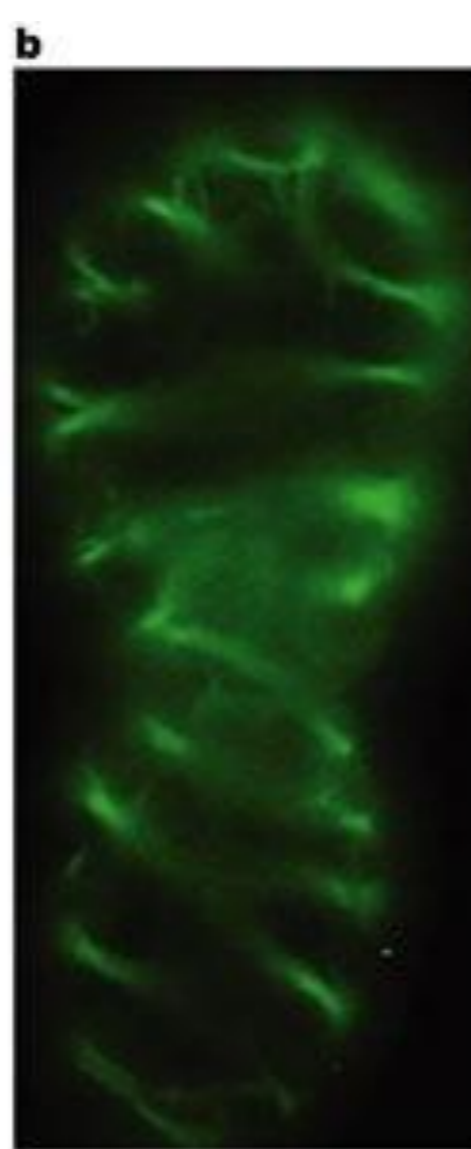
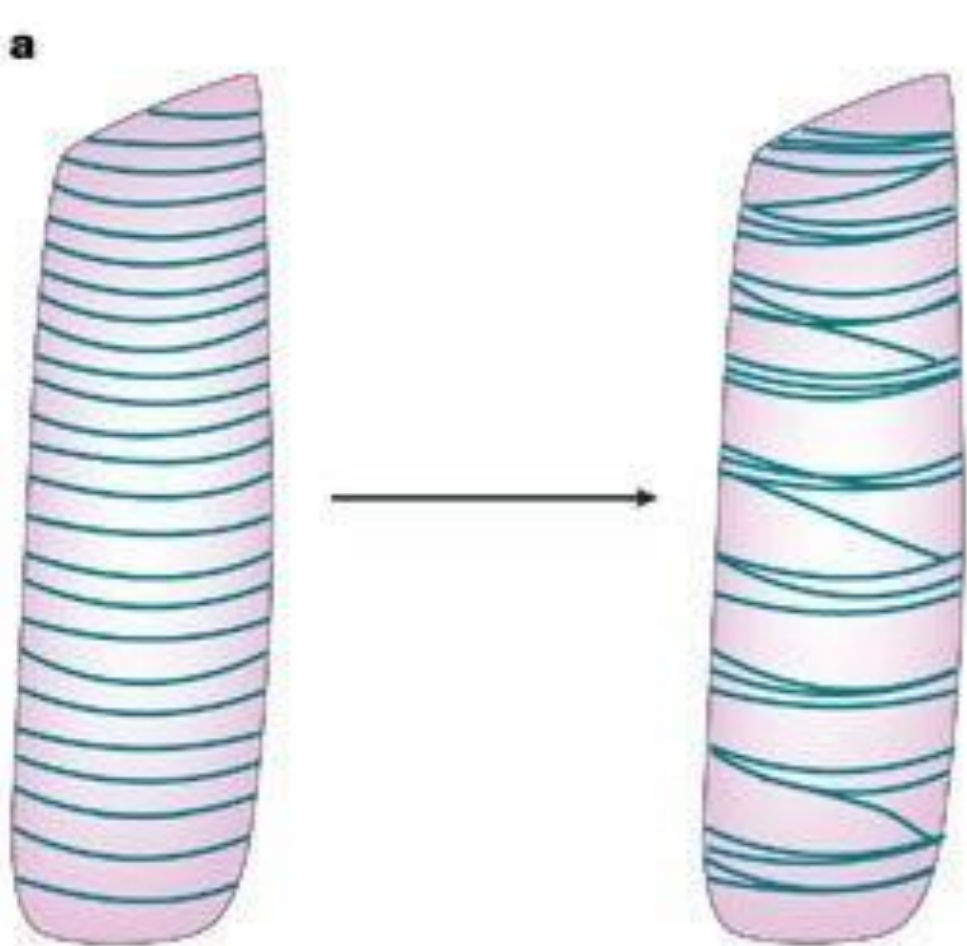
10 μm

По: Raven

Точное соответствие микротрубочек по одну сторону плазмалеммы и микрофибрилл целлюлозы в клеточной стенке по другую сторону.

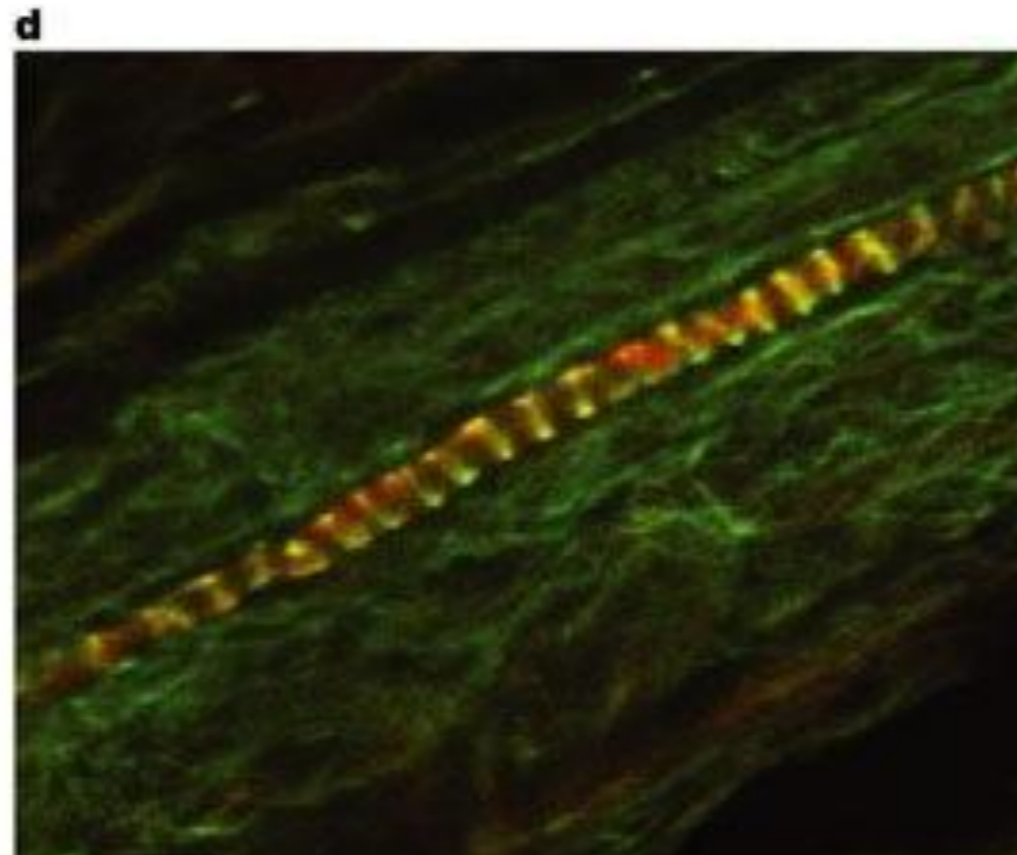
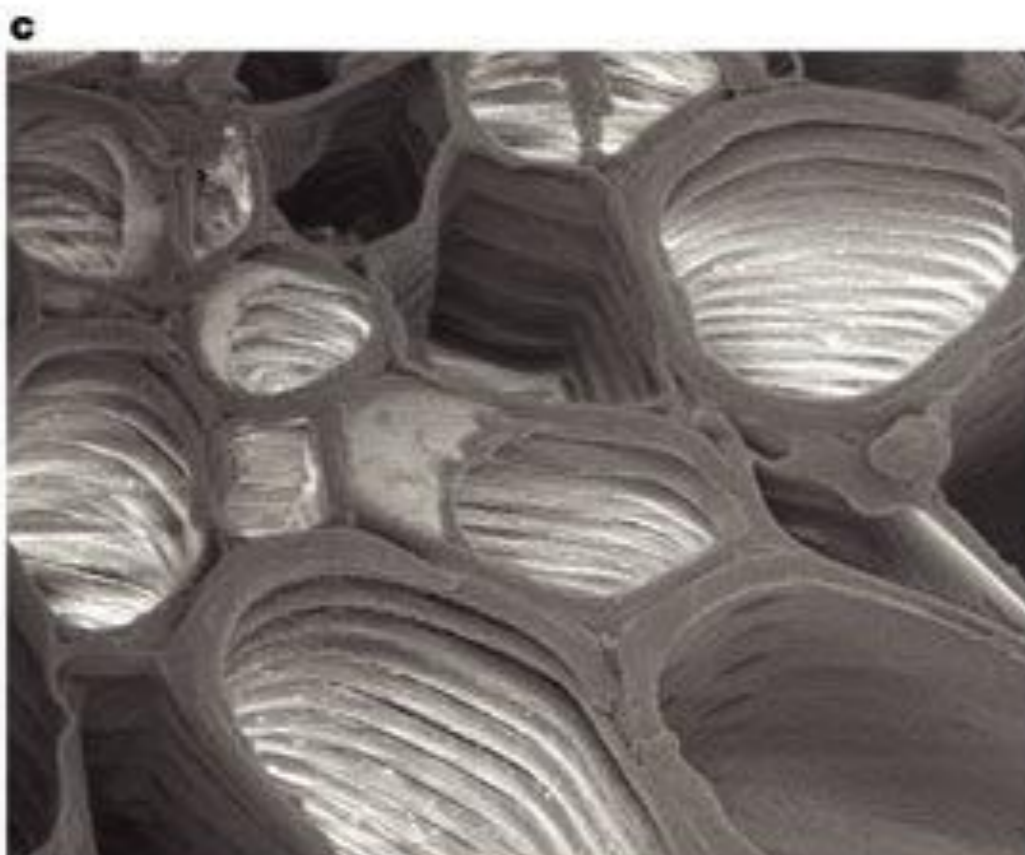


в 60-е гг с появлением ТЕМ было подмечено, что МТ располагаются параллельно МФ целлюлозы, перпендикулярно длинной оси клетки. Была высказана гипотеза о том, что цитоплазматические МТ играют роль шаблона для сборки МФ. модель: находящиеся плазмалемме целлюлоз-синтазные комплексы, собирающие полукристаллические МФ на внешней стороне плазмалеммы каким-то образом передвигаются по и между МТ как по рельсам.



Характер расположения микротрубочек определяет форму клеток

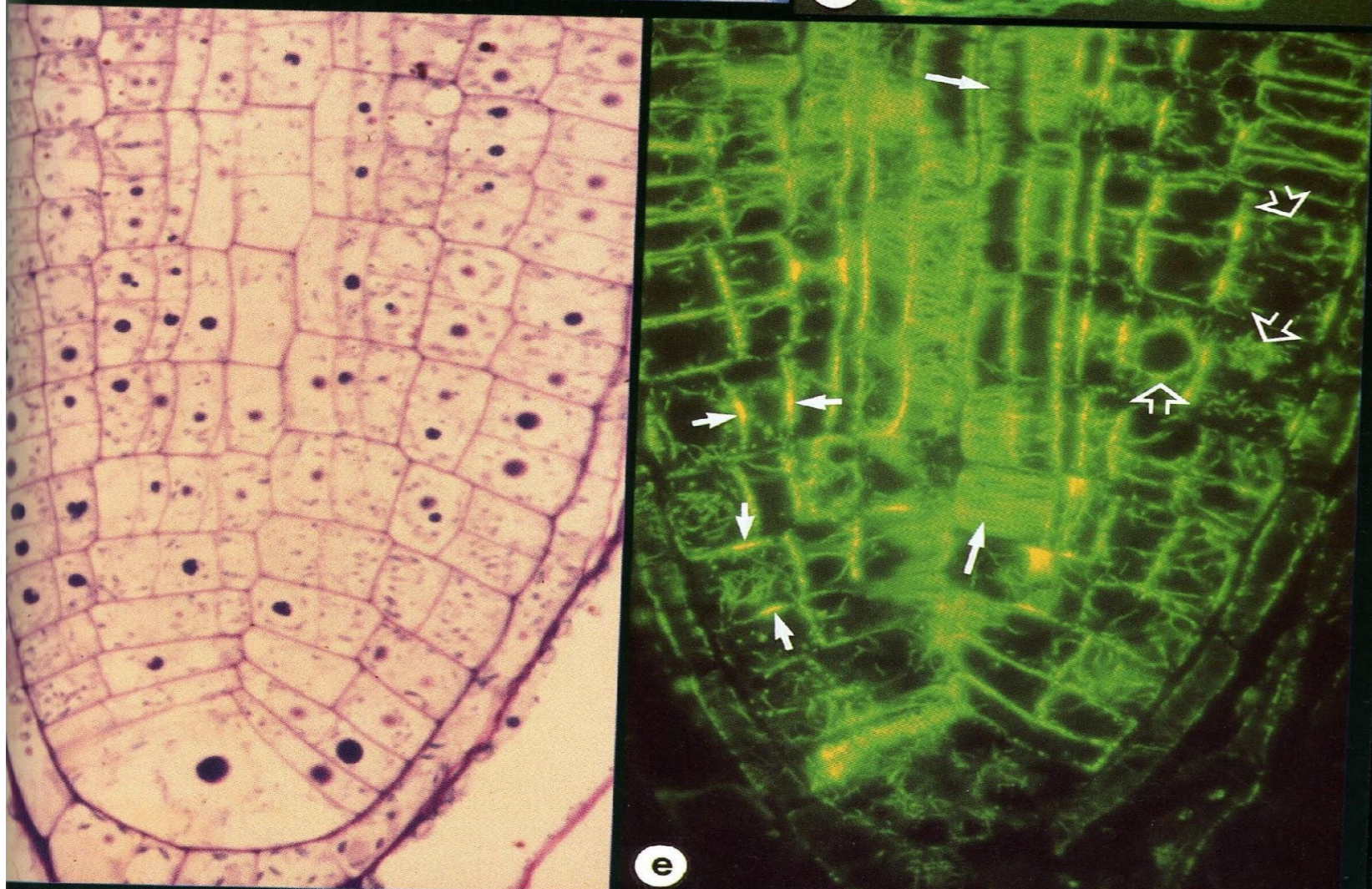
Точное соответствие микротрубочек по одну сторону плазмалеммы и микрофибрилл целлюлозы в клеточной стенке по другую сторону подтверждено колокализацией опоясывающих клетку перпендикулярно длинной оси микротрубочек (b, d) и целлюлозсинтезирующих ферментов (d) в формирующихся сосудах. На d сигнал целлюлозсинтазы красный, микротрубочки зеленые, при их совпадении желтый сигнал.



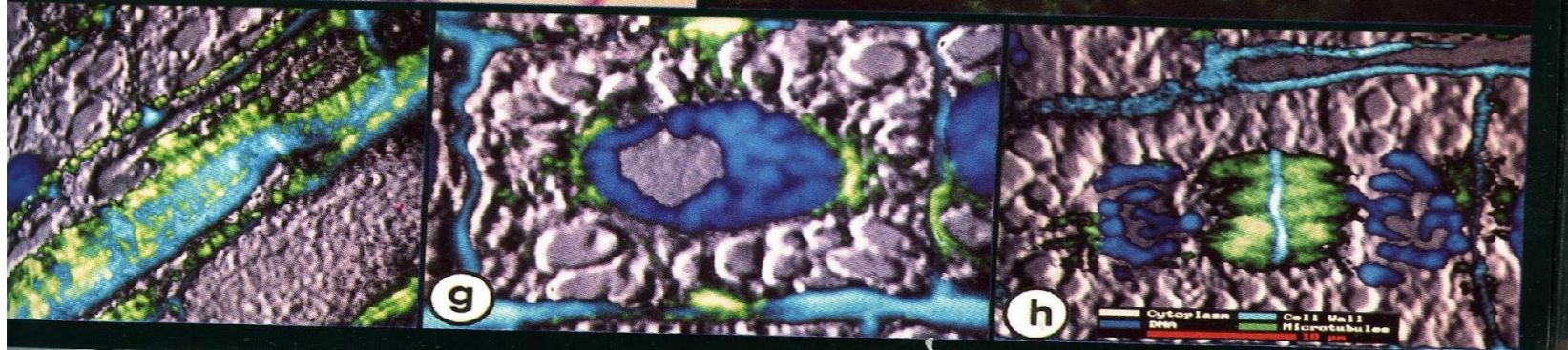


Микротрубочки: ключевая роль в определении формы клеток.

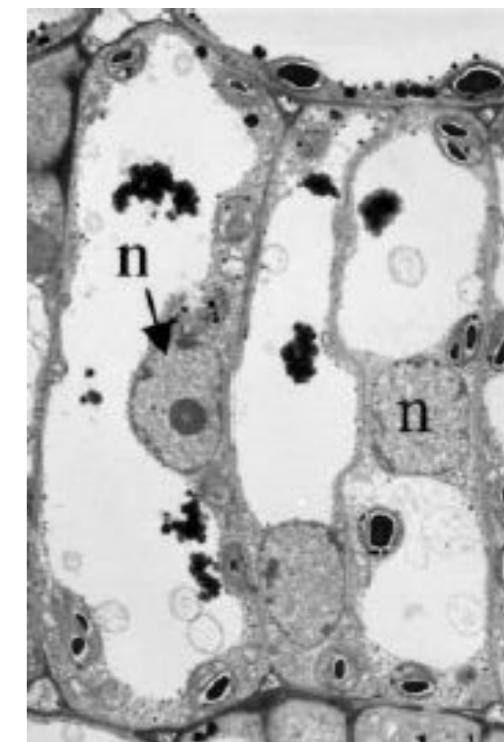
Различная ориентация микротрубочек в клетках разных тканей.



Иммунолокализация альфа-тубулина

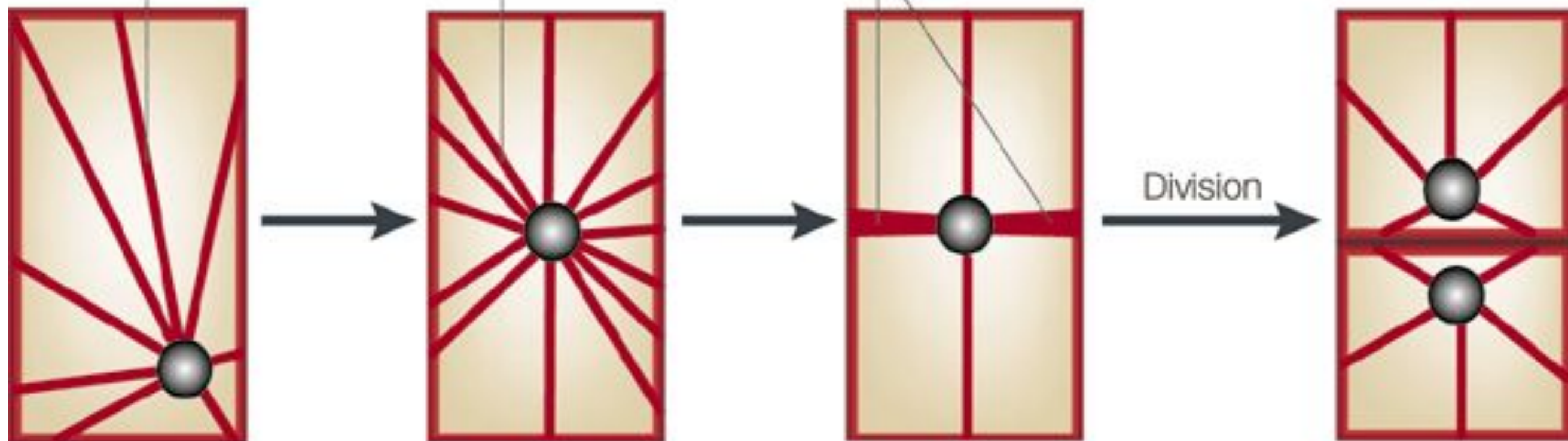


Особенности цитокинеза в вакуолизированных клетках растений



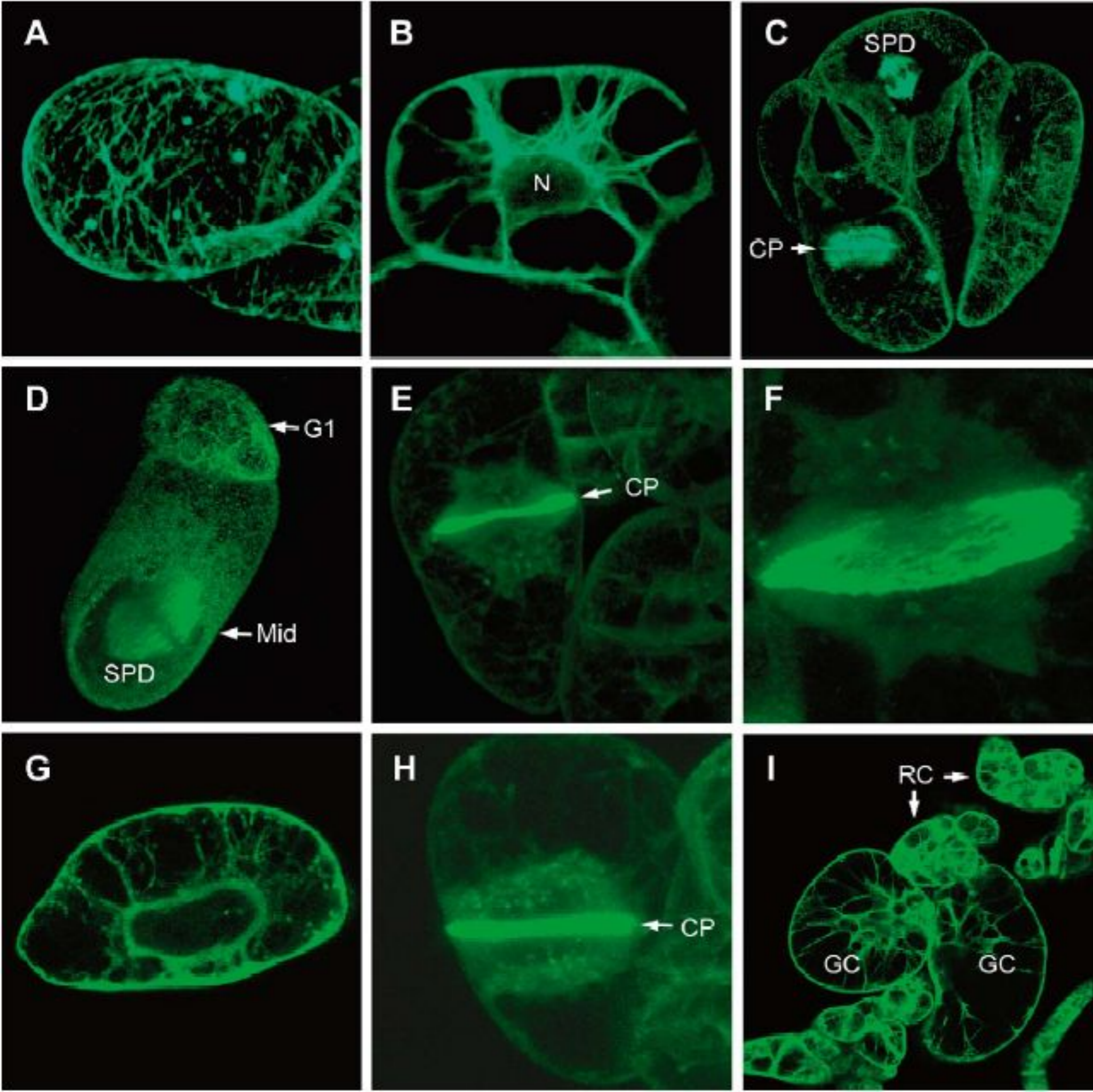
Transvacuolar
cytoplasmic strands

Phragmosome



Division

Фрагмосома - тонкий слой трансвакуолярной цитоплазмы, содержащий микрофиламенты, микротрубочки и связанный с ними белок фрагмопластин. в интерфазу эти тяжи соединяют кортикальную и околоядерную цитоплазму и расходятся лучами вокруг ядра во всех направлениях, а в профазу реорганизуются таким образом, что формируют фрагмосому. Элементы цитоскелета участвуют в сборке фрагмосомы и перемещении премитотического ядра в плоскость фрагмосомы. Положение фрагмосомы совпадает с положением РРВ. Возможно сборка «фрагмосомальных тяжей» в одной плоскости каким-то образом стимулирует формирование кортикального РРВ в этой же плоскости.



Фрагмопластины - белки, локализующиеся в фрагмопласте сходны с динаминами животных (dynamin related protein). 4 исследованных фрагмопластины различаются по особенностям локализации в ходе цитокинеза. DRP1A and DRP1C в фазу G1 связаны с цитоскелетом. DRP1A чувствителен к пропрузамид и не чувствителен к cytochalasin D, указывая на то, что он связан с микротрубочками, а не микрофиламентами. Предположительно DRP1 заякоривает пузырьки Гольджи к микротрубочкам, направляющим их к формирующейся срединной пластинке, DRP2 участвует в эндоцитозе и рециклировании мембран через одетые клатрином пузырьки.