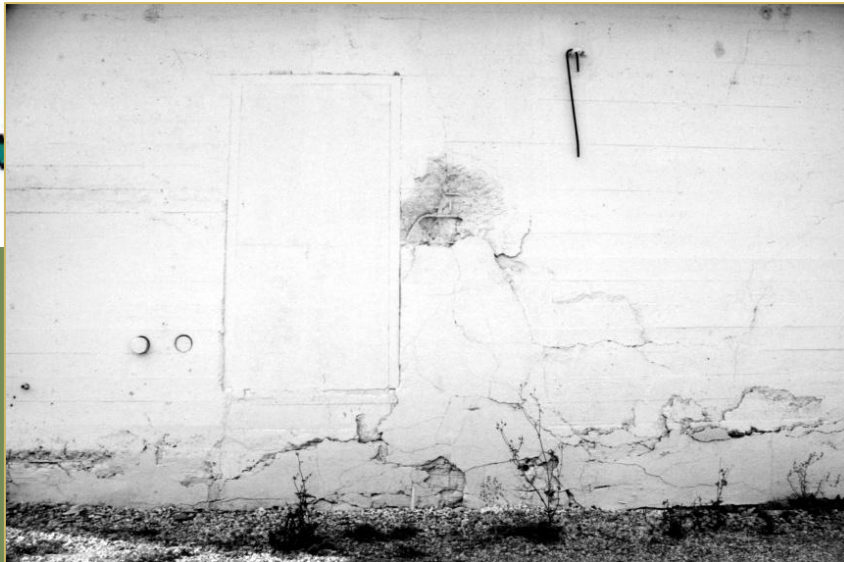


КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА

Клеточная стенка – вовсе не стена...



... она живая!

Именно стенке мы обязаны термином «клетка»

Who: Robert C. Hooke

When: January 01, 1653
Consignment from the King, Personal curiosity

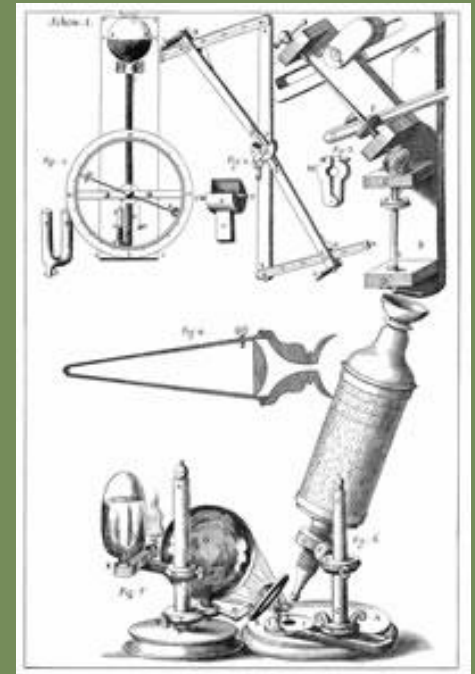
Methods: Looked at a thin slice of cork through a microscope at 50x

Institution: The Royal Society

Where: London, England

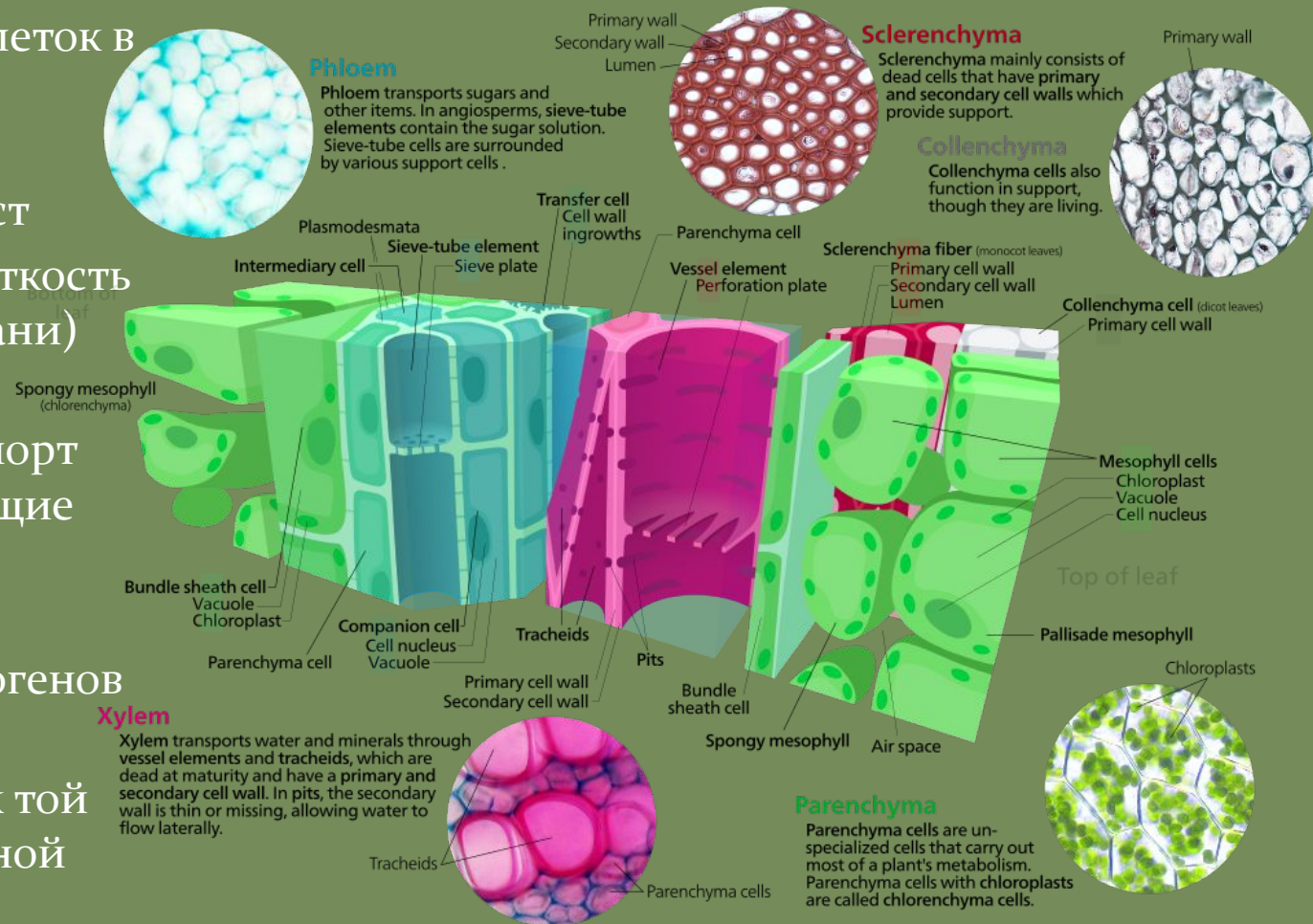
Funding: King Charles II

Technology: Microscope



Значение КС на уровне целого растения

- Обеспечивают специализацию клеток в ткани
- Обеспечивают направленный рост
- Придают телу жесткость (механические ткани)
- Обеспечивают системный транспорт веществ (проводящие ткани)
- Защищают от травоядных и патогенов
- Обуславливают принадлежность к той или иной жизненной форме (травы, кустарники/деревья)

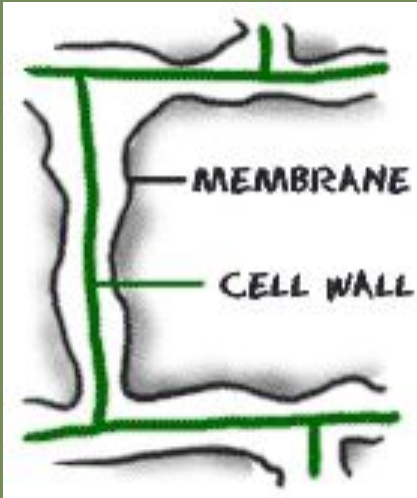


Значение КС в экосистемах и в быту человека

- Наиболее распространенный резервуар органического углерода
- Компонент цикла углерода в экосистемах
- Источник углерода в составе биогенных полезных ископаемых (каменный уголь)
- Основа древесины, бумаги, текстиля
- Важнейший компонент пищи: клетчатка (салат, отруби), пектины (желе, пюре)
- Компоненты для химической/косметической промышленности



Функции КС в КЛЕТКЕ

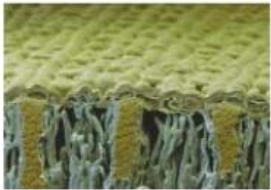


- Придавать клетке форму
- Поддерживать её объем
- Защищать ее от внешних воздействий (механических и химических)
- Контролировать и направлять рост растяжением
- Фильтровать и накапливать вещества на подходе к клетке
- Служить для «каналом» для апопластного транспорта
- Передавать сигналы, в том числе о патогенах

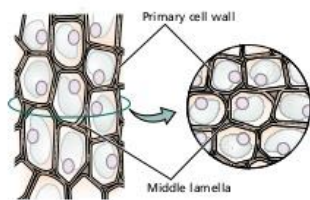


Форма vs функция: многообразие возможностей

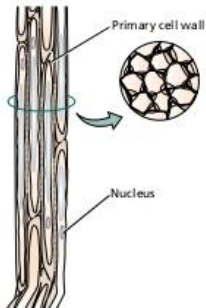
(A) Dermal tissue: epidermal cells



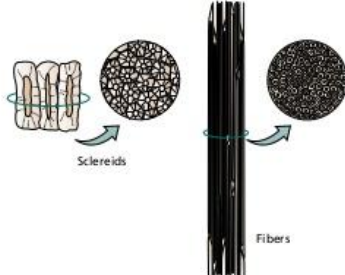
(B) Ground tissue: parenchyma cells



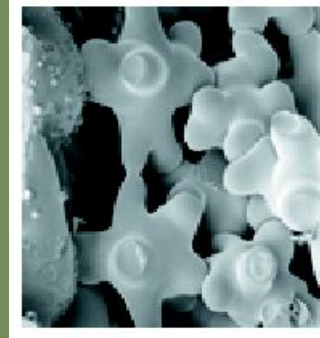
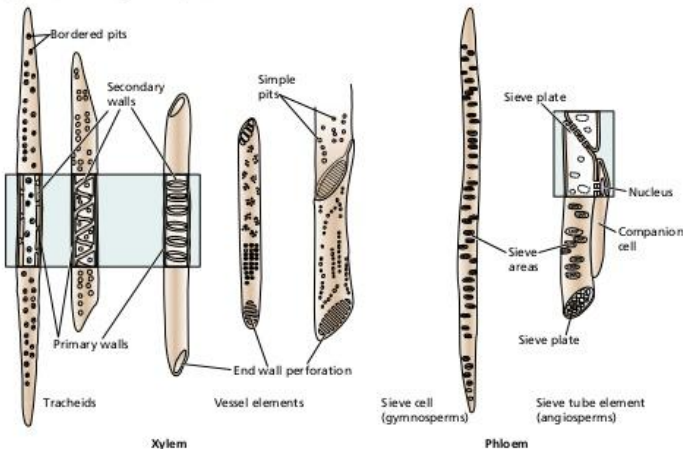
(C) Ground tissue: collenchyma cells



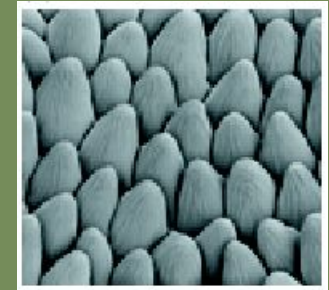
(D) Ground tissue: sclerenchyma cells



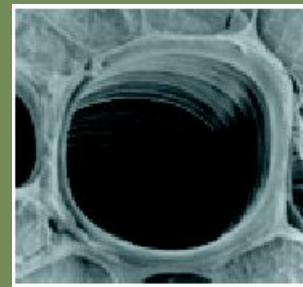
(E) Vascular tissue: xylem and phloem



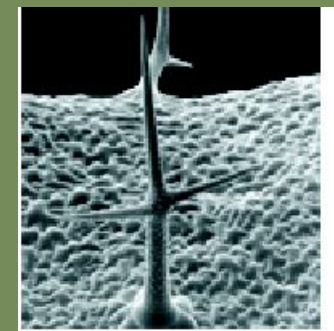
Губчатая паренхима листьев *Zinnia*:
контакт клеток минимальный,
поверхность – максимадьная для
интенсивного газообмена



Эпидермальные клетки
лепестков львиного зева:
отражение света
максимально для
насыщения цвета цветка

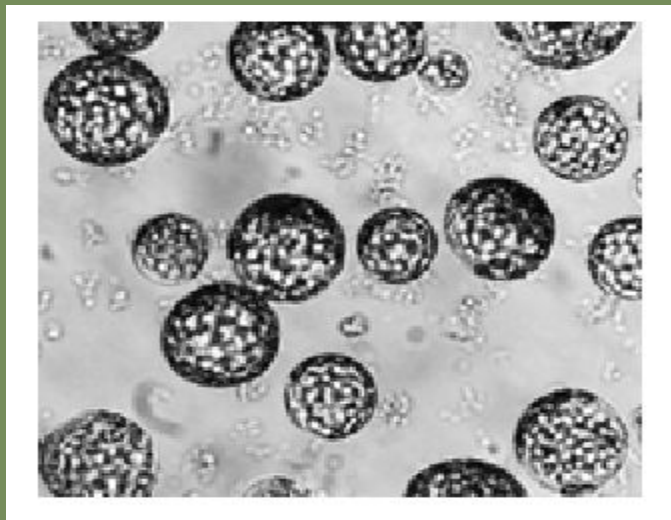


Вторичные утолщения КС
трахеид противостоит
отрицательному давлению в
сосудах, создаваемому
транспирацией

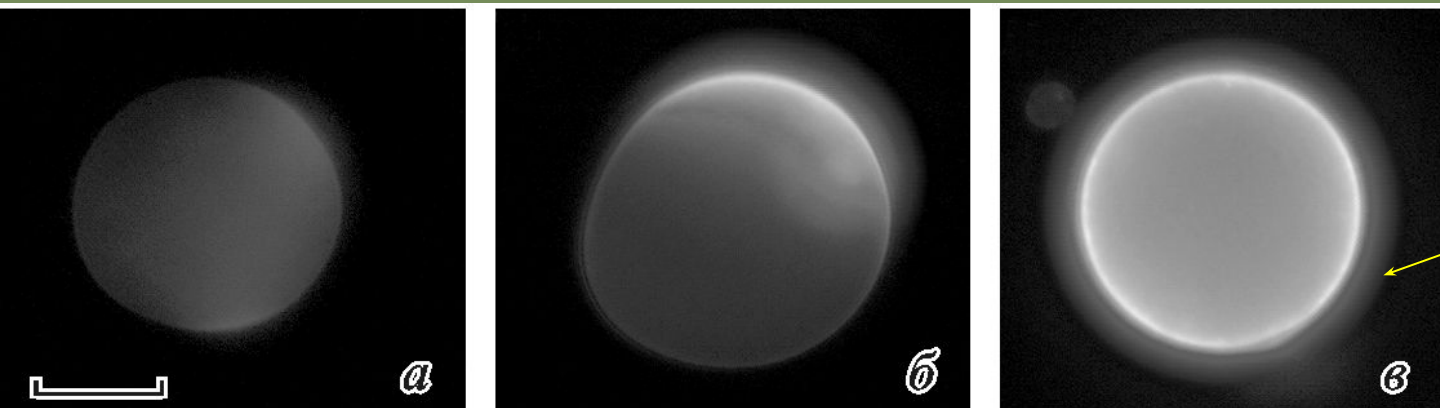
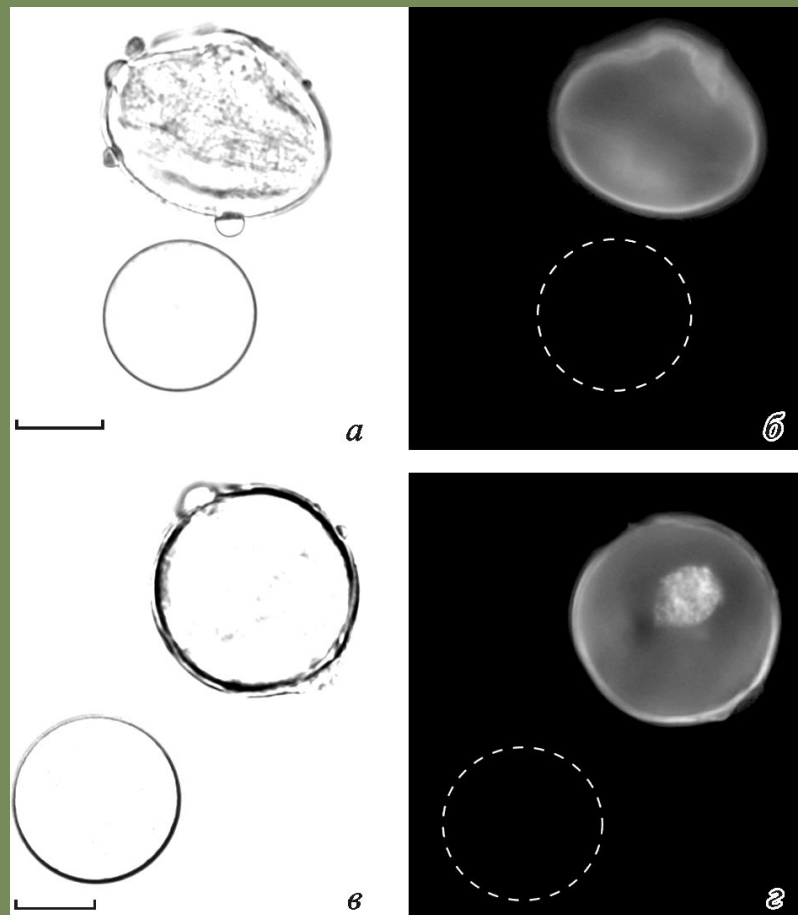


Трихома *Arabidopsis*
максимально выступает
поверхности эпидермиса

Протопласты

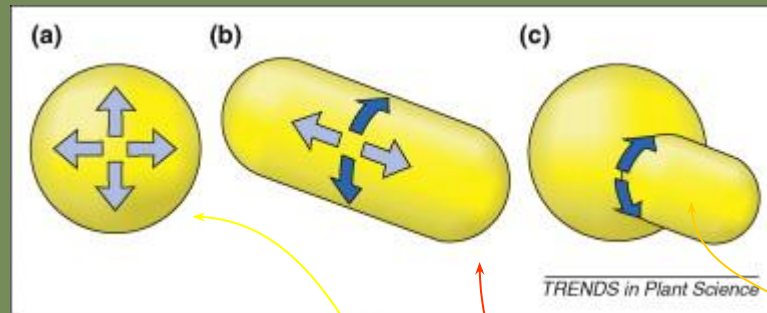


...они круглые!

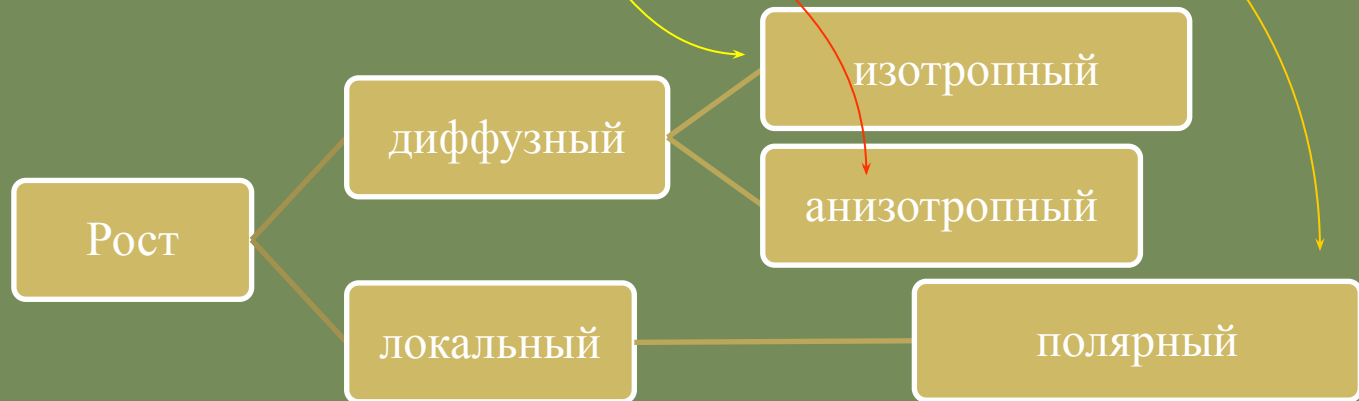


Регенерация
КС

Как образуется такое многообразие форм?



Наиболее распространенные типы роста



ТИПЫ РОСТА

Тип роста

Пример Examples



Homotropic
Diffuse
Global

Isotropic



Fruit parenchyma

Anisotropic



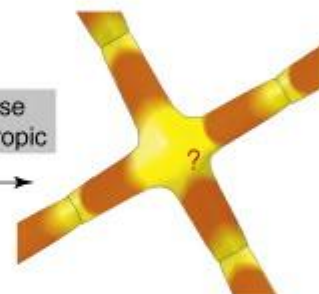
Root/shoot
epidermis cells and
vascular tissue

Heterotropic
Differential
Local

Concave



Diffuse
anisotropic



Stellate
aerenchyma

Pleiotropic

Convex



Leaf epidermal cells

Monotropic



Initiation

Tip
growth

Polar



Hyphae
Moss protonemata?

Annular



Pollen tubes
Algal rhizoids?
Root hairs

Diffuse
growth

Diffuse
anisotropic



Arabidopsis
trichome branches

Elongation

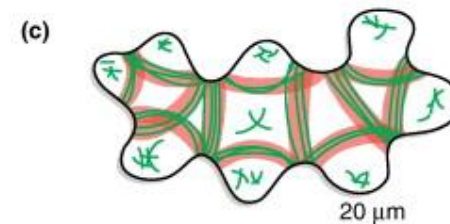
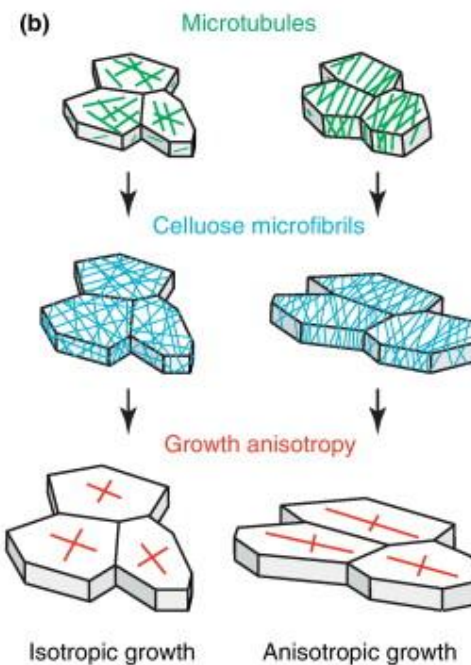
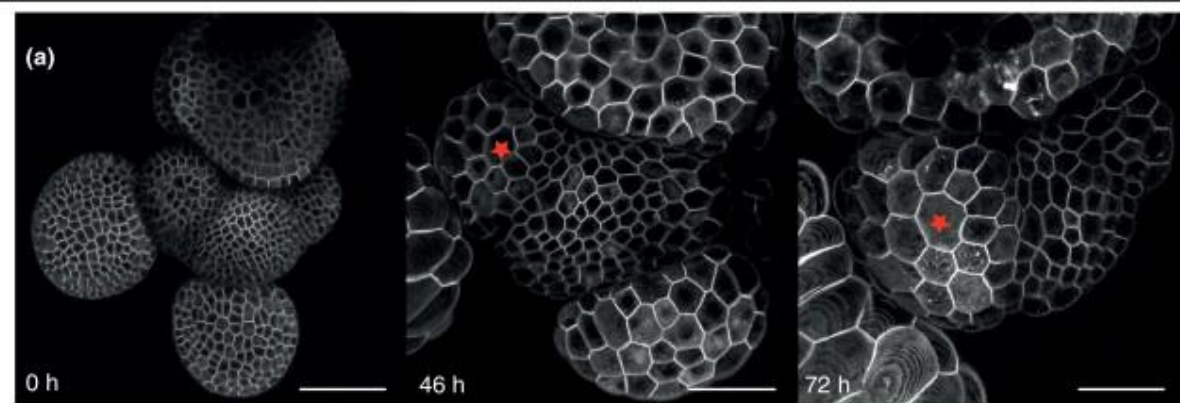
КС и рост

Геном ← Влияния среды

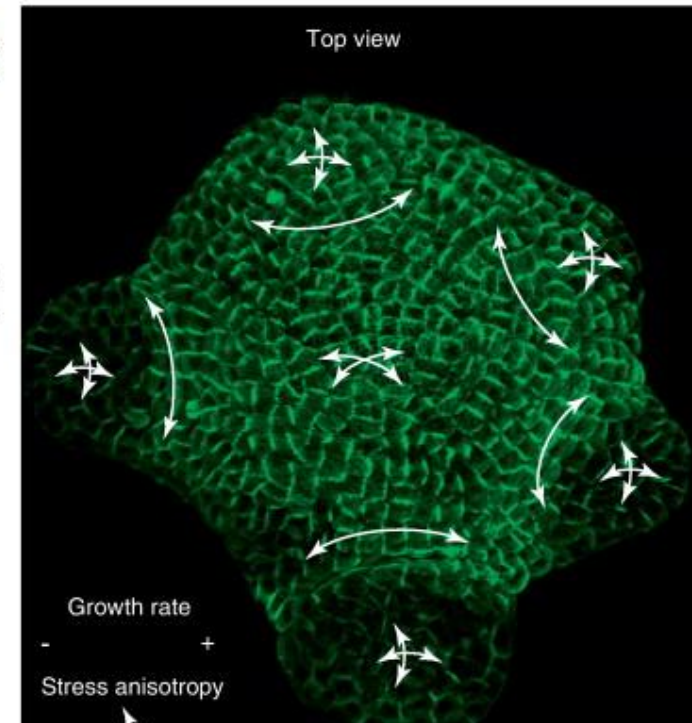
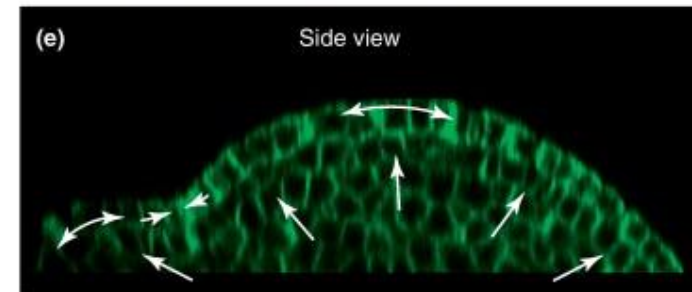
Цитоскелет

Клеточная стенка

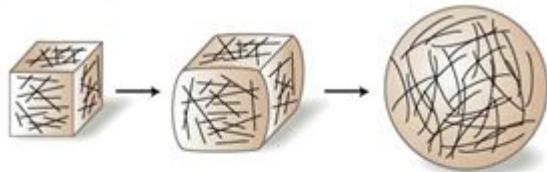
Форма клетки



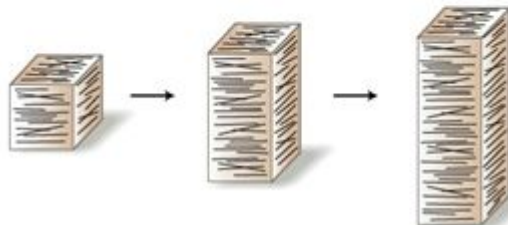
Key: Microtubule bundles
 Presumptive wall reinforcement domains



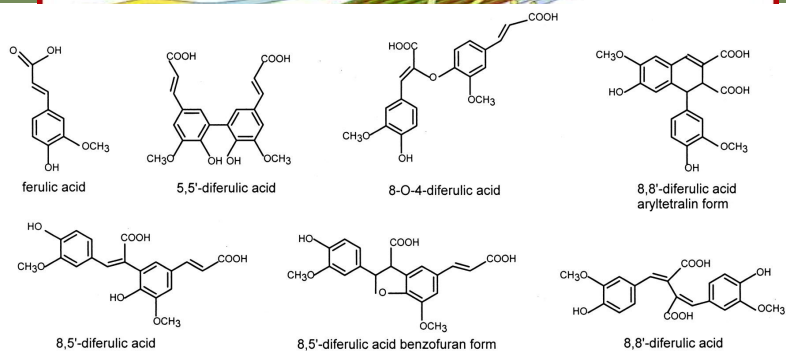
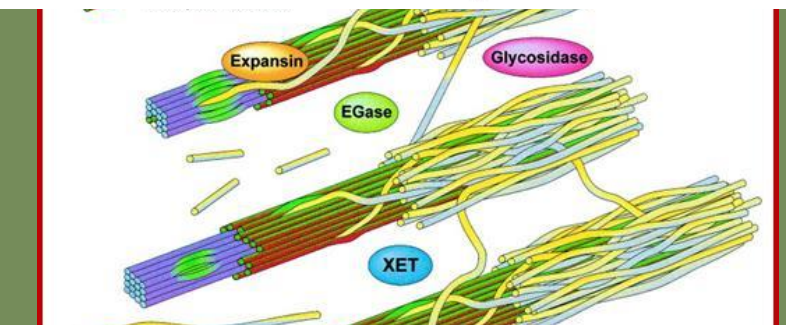
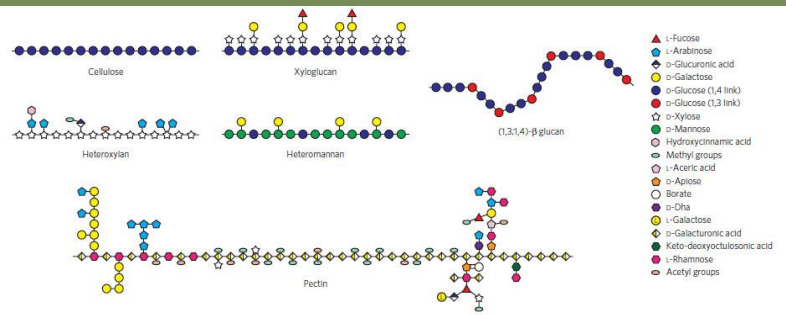
(A) Randomly oriented cellulose microfibrils



(B) Transverse cellulose microfibrils



Химический состав КС

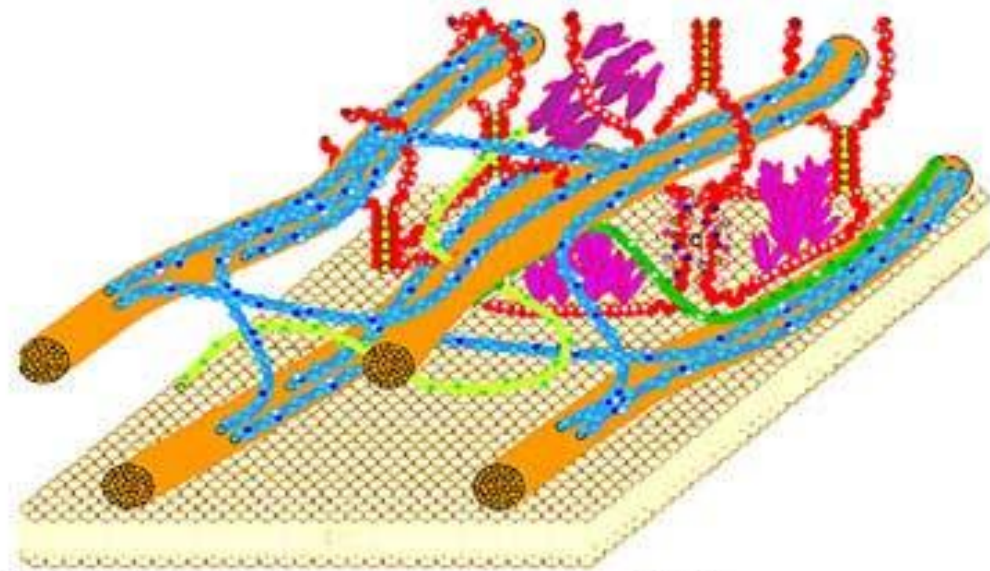
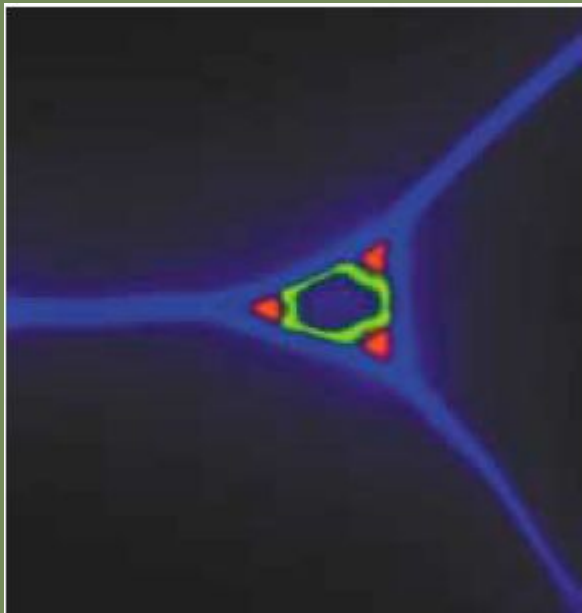


- Полисахариды
целлюлоза, гликаны, пектины
- Белки
структурные, ферменты,
регуляторные
- Ароматические соединения
фенольные соединения,
фенилпропаноиды
- Вода и минеральные элементы

Архитектура КС

Первичная КС содержит три структурные сети:

1. Целлюлоза – сшивочные гликаны
2. Пектиновая сеть
3. Структурные белки или фенилпропаноиды



Cellulose

Hemicellulose

Homogalacturonan

Pectin

Rhamnogalacturonan



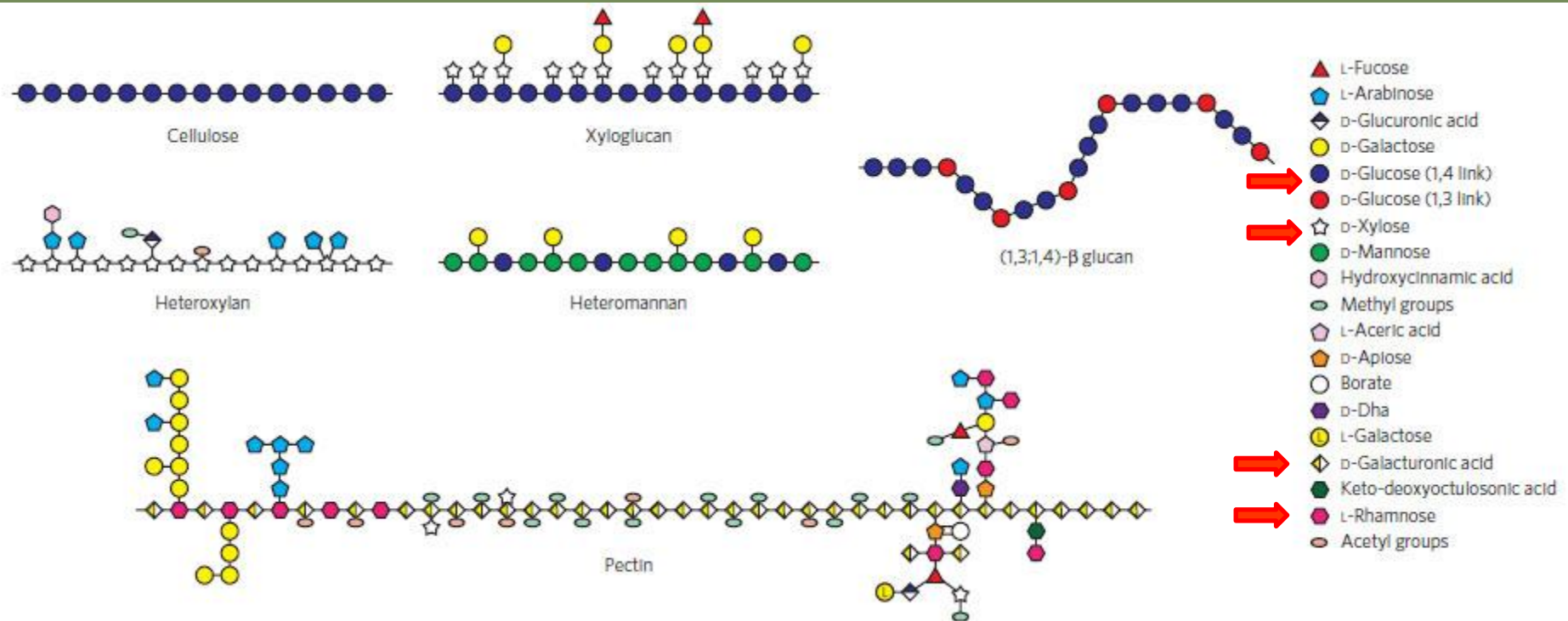
xyloglucan
galactomannan
arabinoxylan

Ca²⁺-crosslinked
non-methylesterified
methylesterified

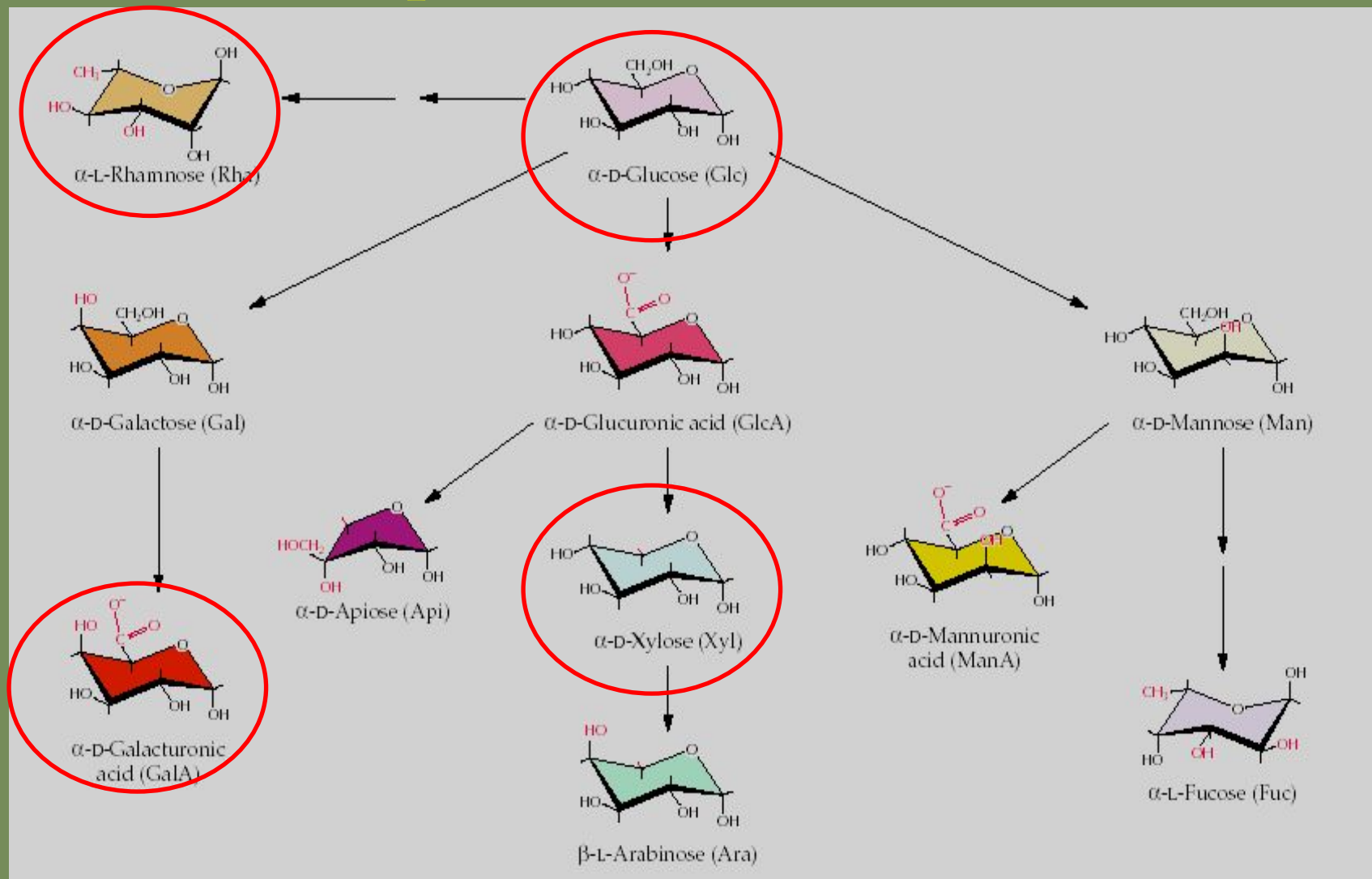
RG I
(galactan) (arabinan)

RG II
(boron-diester)

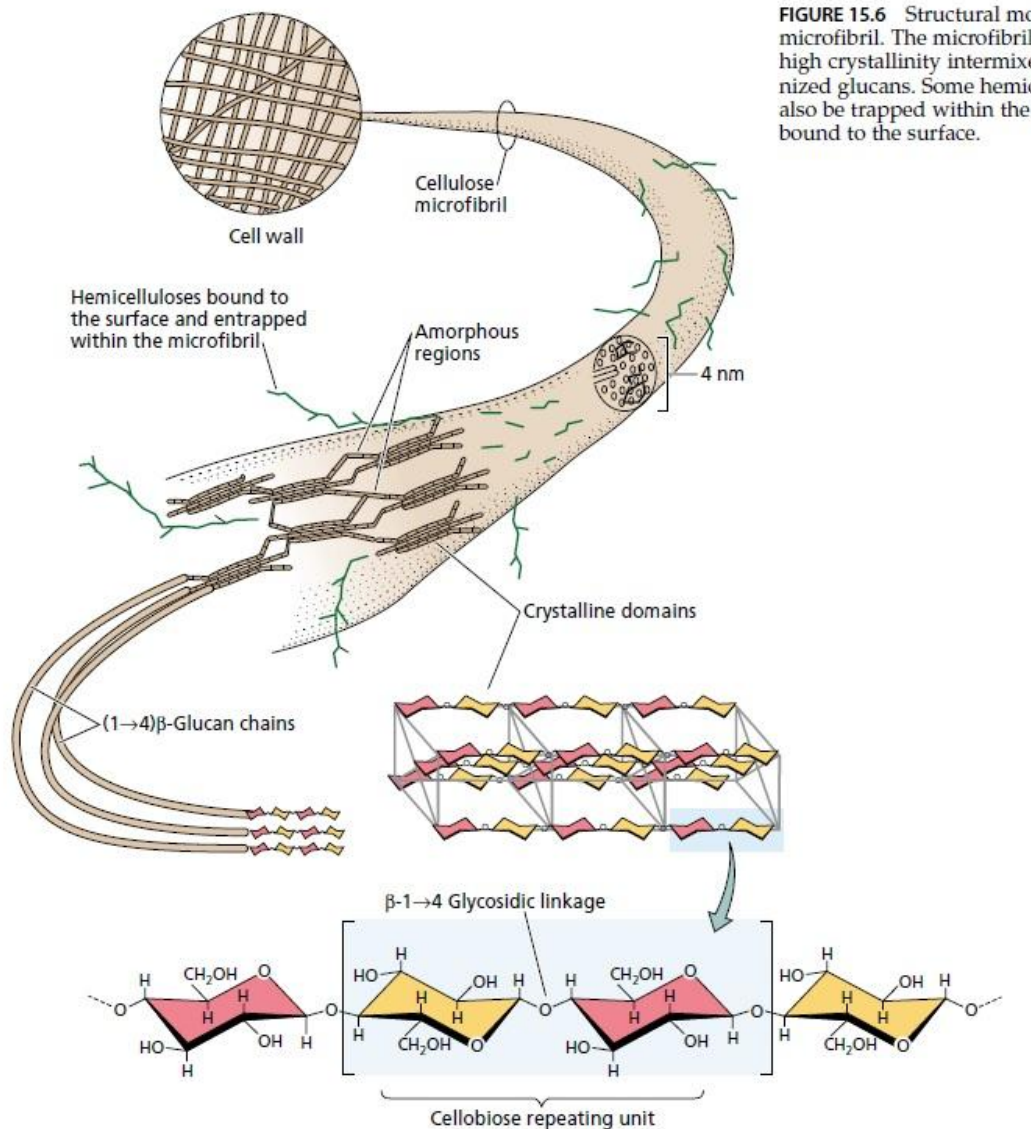
Полисахариды КС.



Моносахариды полимеров КС – производные глюкозы



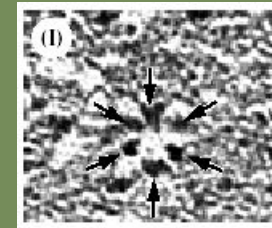
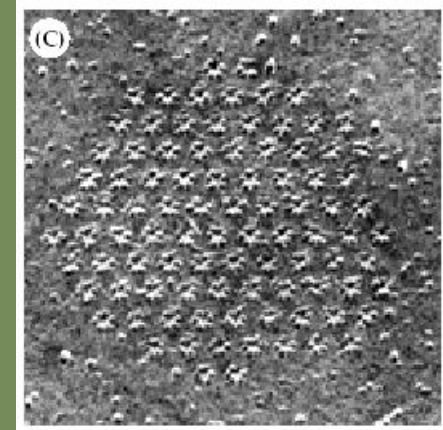
Целлюлоза



- Микрофибриллы состоят из линейных цепочек $(1 \rightarrow 4)\beta$ -глюкана
- В микрофибрилле чередуются кристаллические и аморфные домены
- В кристаллических доменах соседние цепочки связаны нековалентными связями (водородные мостики)

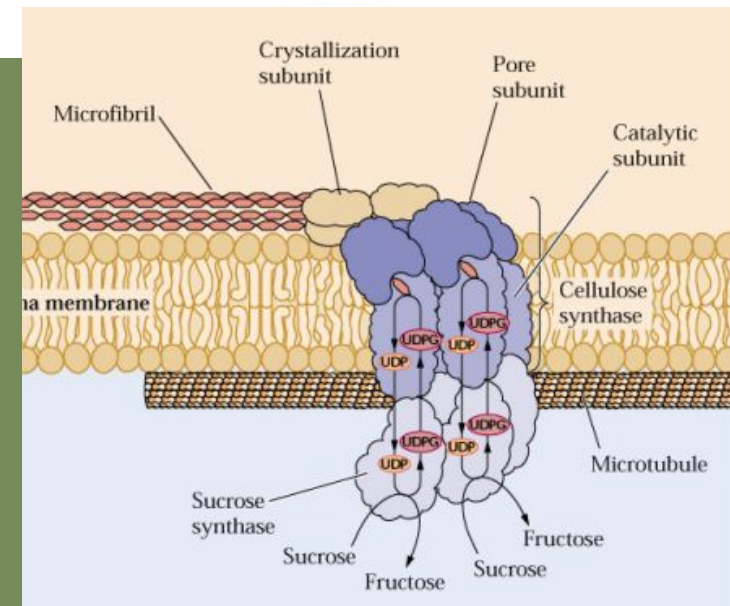
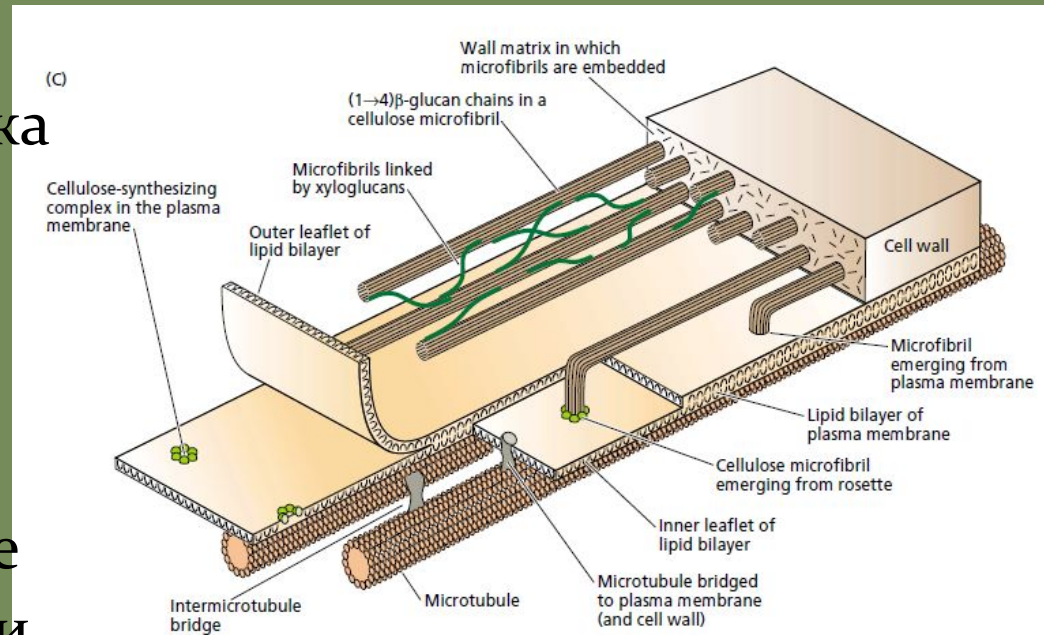
Целлюлоза – инертный и прочный материал

- За счет псевдокристаллической структуры целлюлоза является весьма прочной
- Она также с трудом поддается ферментативному разрушению (устойчивость к патогенам), оно начинается в аморфных зонах
- Целлюлозная микрофибрилла иногда может включать в себя «застрявшие» цепочки сшивочных гликанов, которые уменьшают ее структурированность в аморфных областях



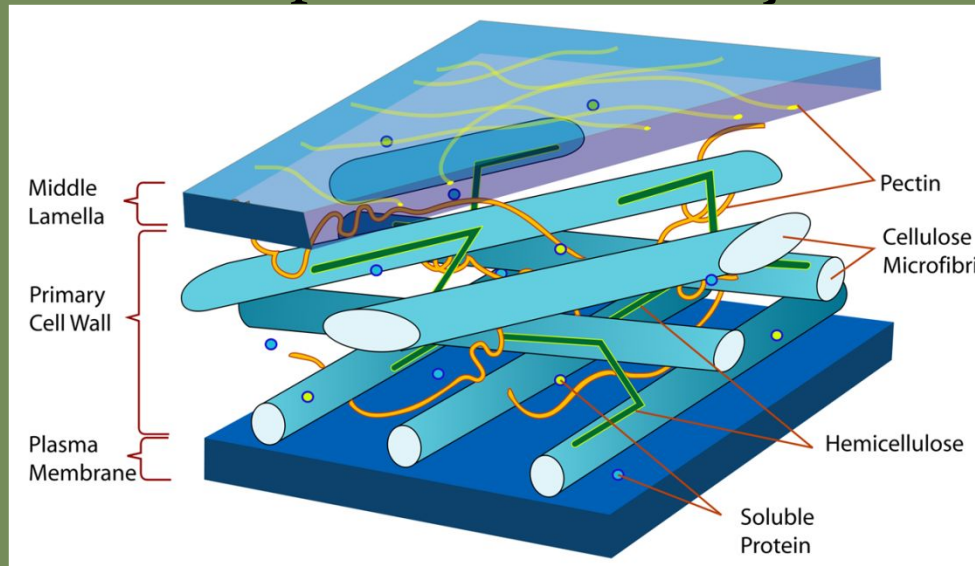
Биосинтез целлюлозы

- Синтез цепочек и сборка микрофибрилл происходит экстрацеллюлярно
- Ферментный комплекс целлюлозосинтаза расположен в мембране
- Он заякорен через МТ и следует их направлению
- Субстратом является УДФ-глюкоза
- Её поставляет сахарозосинтаза, разрушающая сахарозу из цитоплазмы

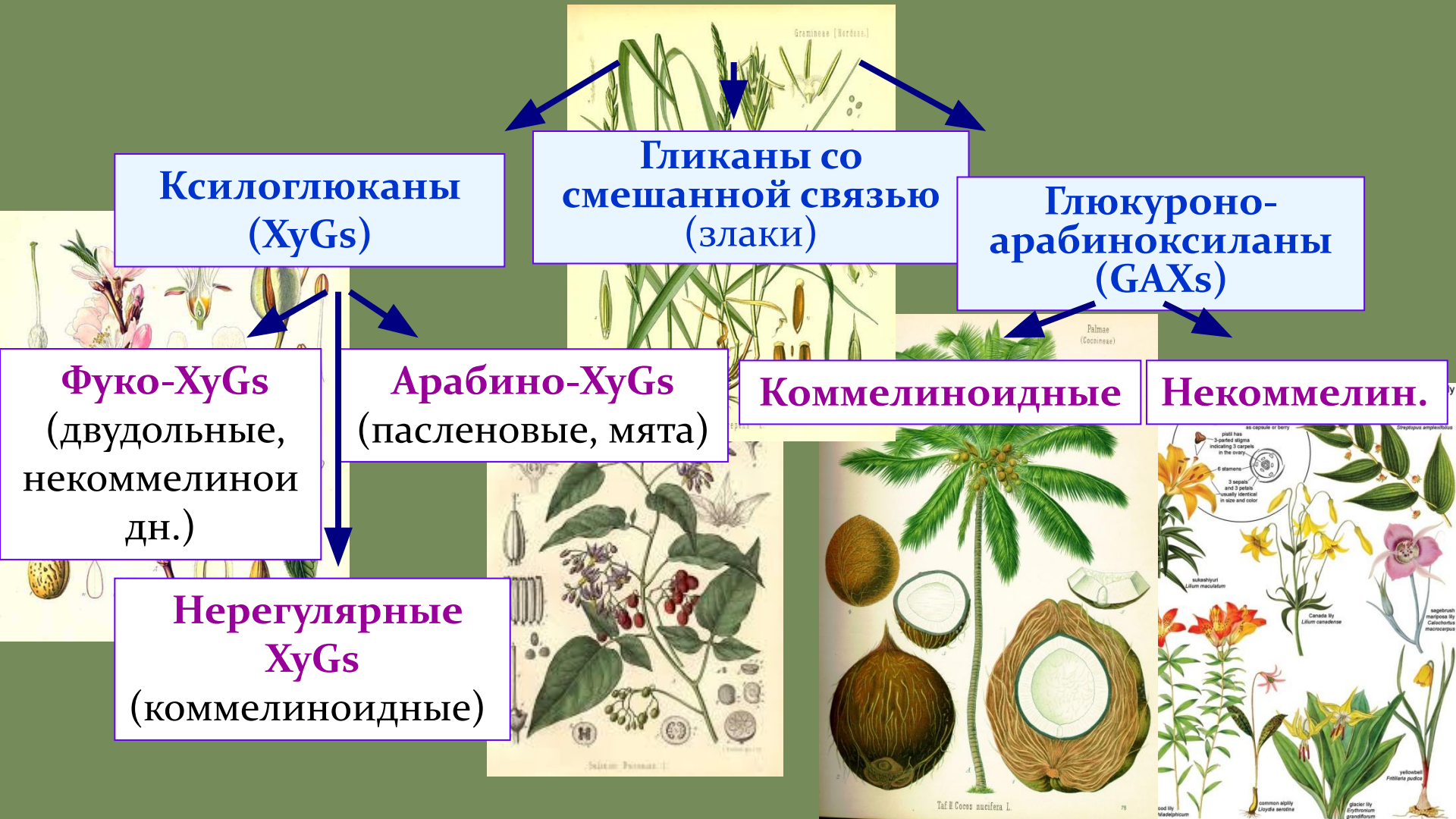


Сшивочные гликаны

- Разветвленные полимеры, тесно взаимодействующие с целлюлозой («гемицеллюлозы»)
- Сшивают между собой микрофибриллы, связывают соседние, внедряются в них, определяют расстояние между ними
- В основном нейтральные молекулы



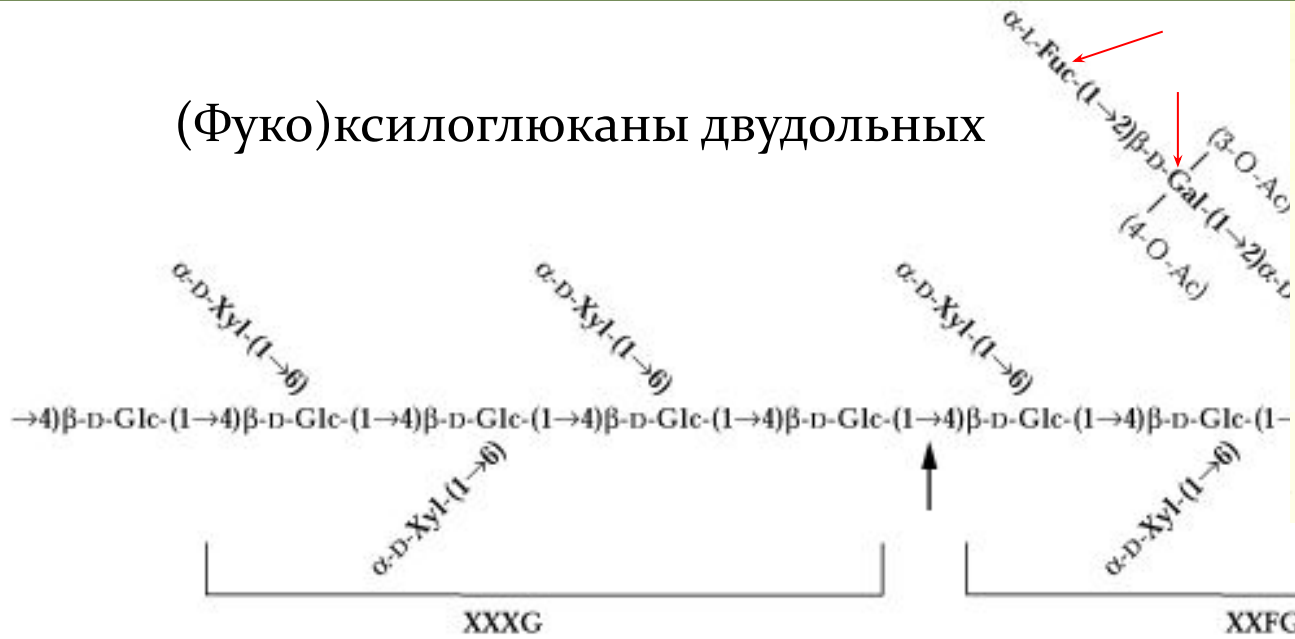
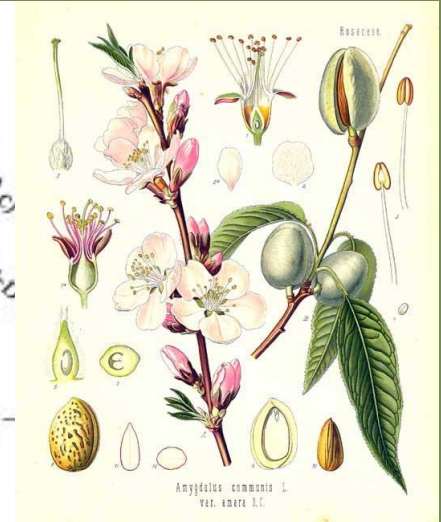
Сшивочные гликаны



Половина однодольных растений - «коммулиноидные»: пальмы, коммулиновые, бромелиевые, имбирные и близкие к ним семейства, а также большинство осок и злаков.

Ксилоглюканы

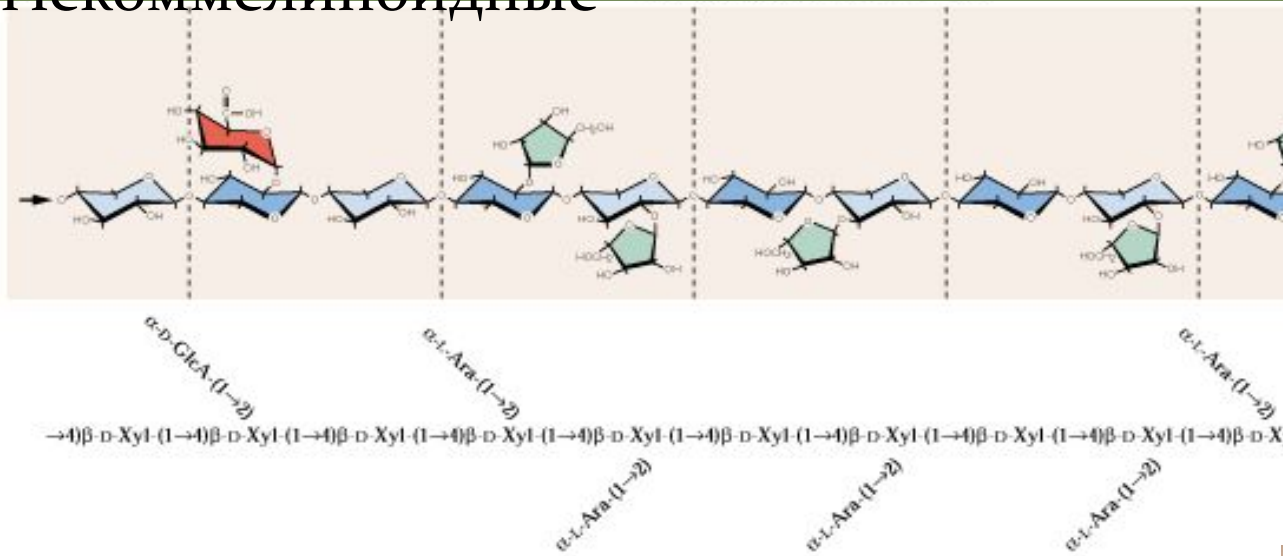
(Фуко)ксилоглюканы двудольных



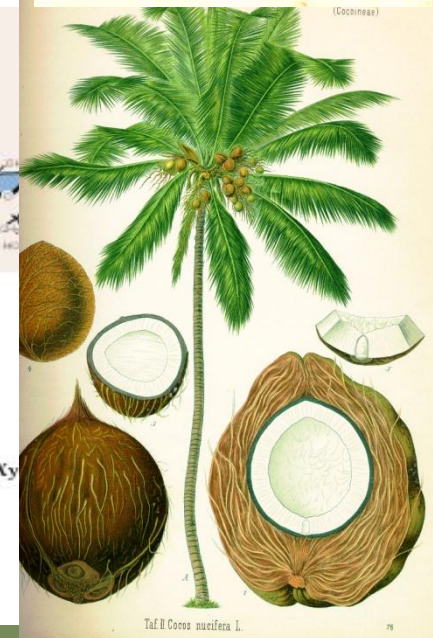
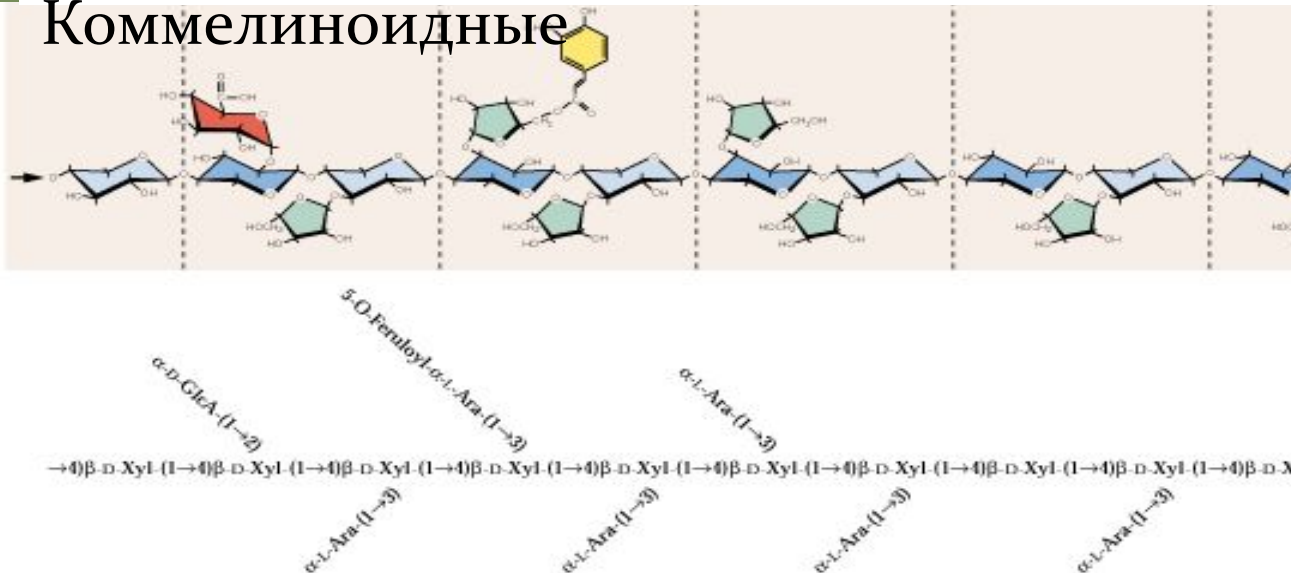
(Арабино)ксилоглюканы пасленовых и мяты

Глюкуроноарабиноксиланы

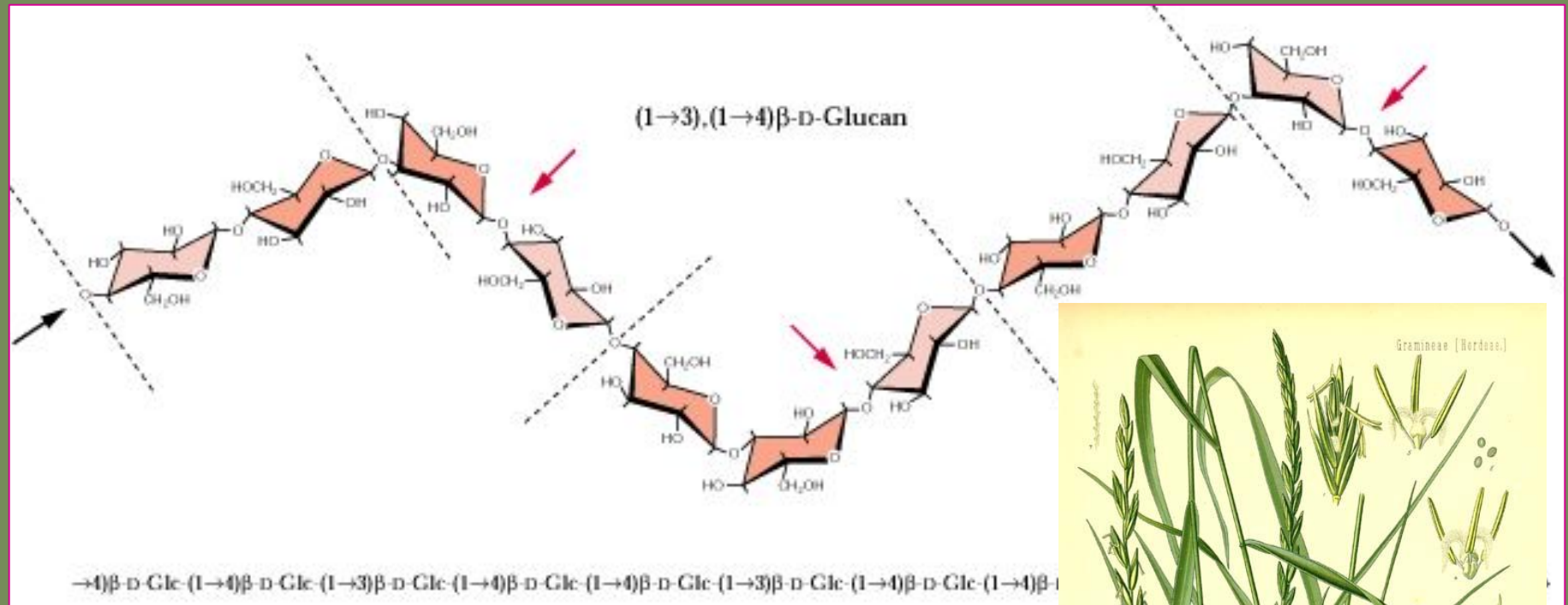
Некоммелиноидные



Коммелиноидные



Гликан со смешанной связью



Характерен для злаков





Пектины

Галактуронаны

Рамногалактуронаны

Гомогалактурона
ны

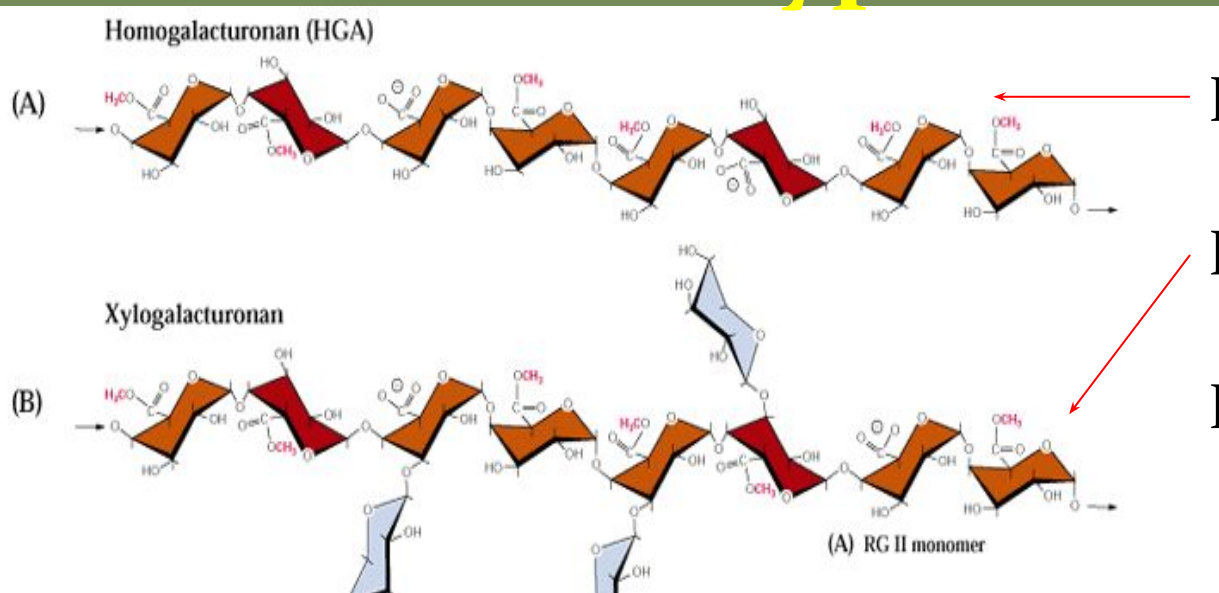
Ксилогалактурона
ны

Рамногалактурона
ны I

Рамногалактуронаны II

- Пектины – кислые полимеры (галактуроновая кислота), могут сшиваться между собой кальцием
- Пектины – высокоразветвленные полимеры
- Пектины формируют гель, заполняющий каркас
- Пектины определяют размер пор КС

Галактуронаны

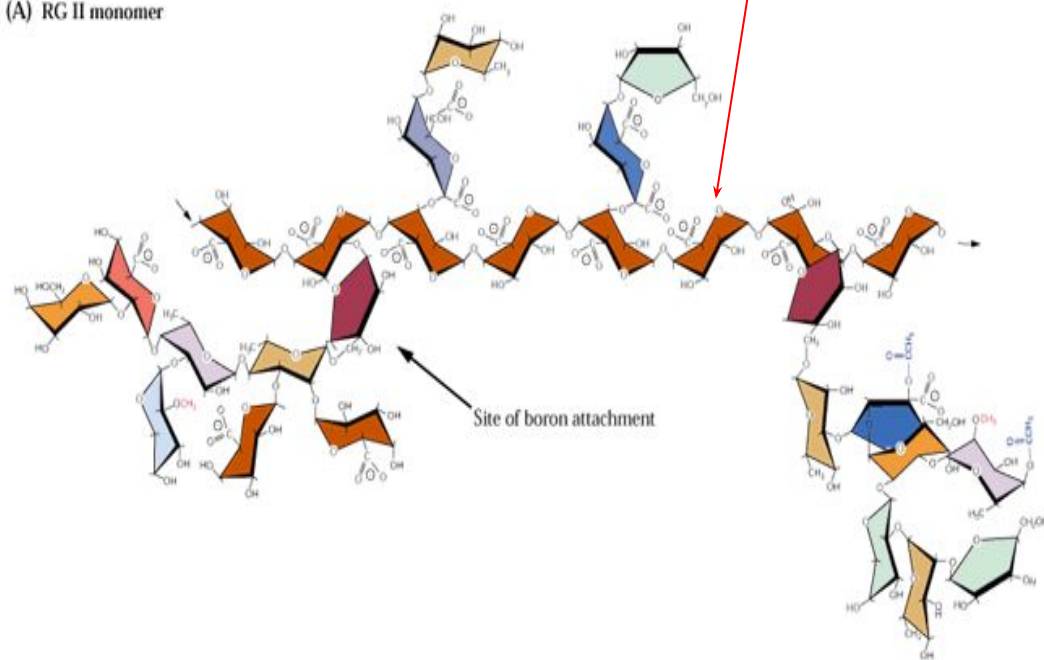


Гомогалактуронан

Ксилогалактуронан

Рамногалактуронан II

Центральная цепь
только из
галактуроновой
кислоты, боковые ветви
из других сахаров



Рамногалактуронан I

Линейная цепь
из
чередующихся
остатков
рамнозы и
галактуроновой
кислоты,
многочисленные
боковые цепи

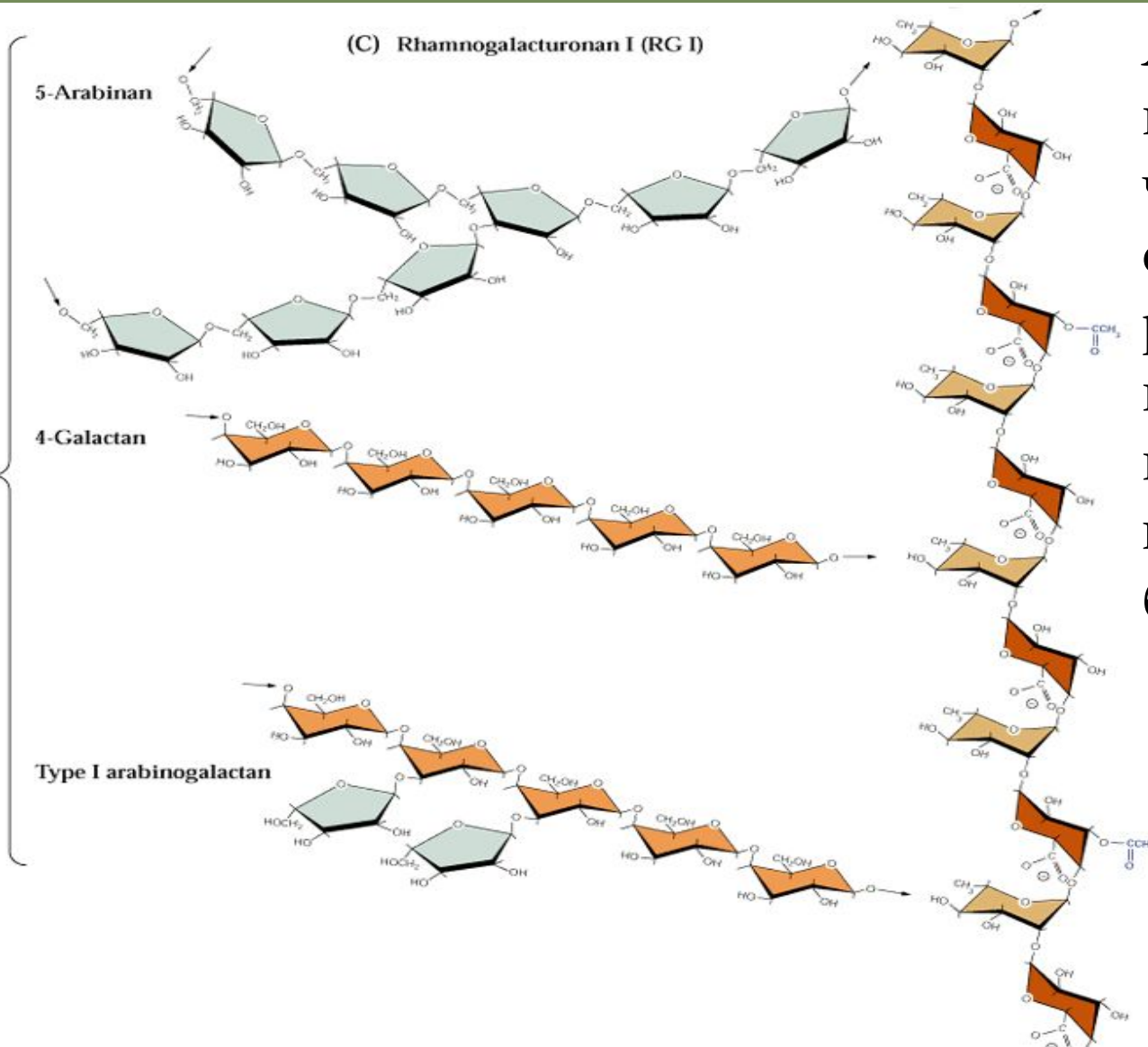
(C) Rhamnogalacturonan I (RG I)

5-Arabinan

4-Galactan

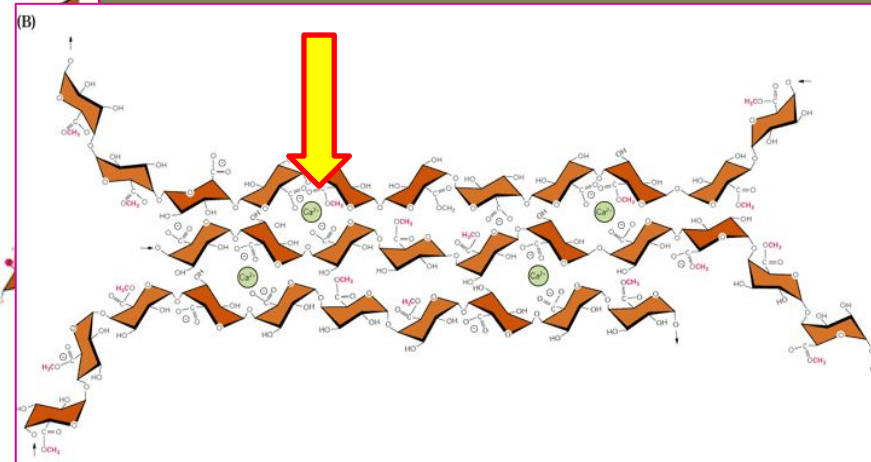
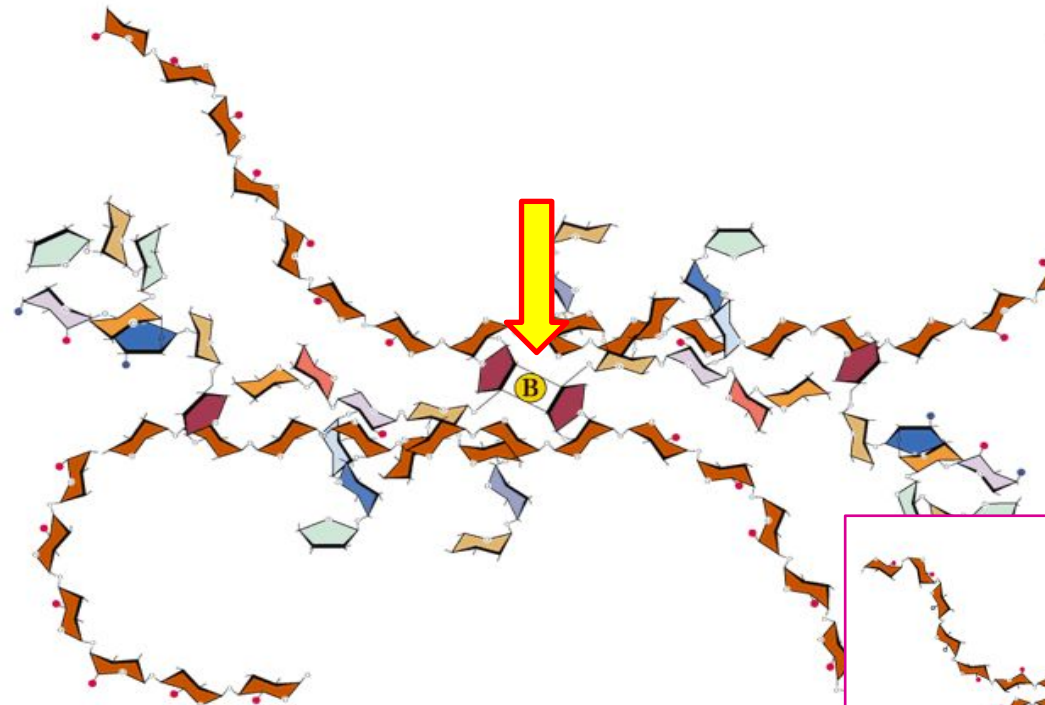
Type I arabinogalactan

(D)

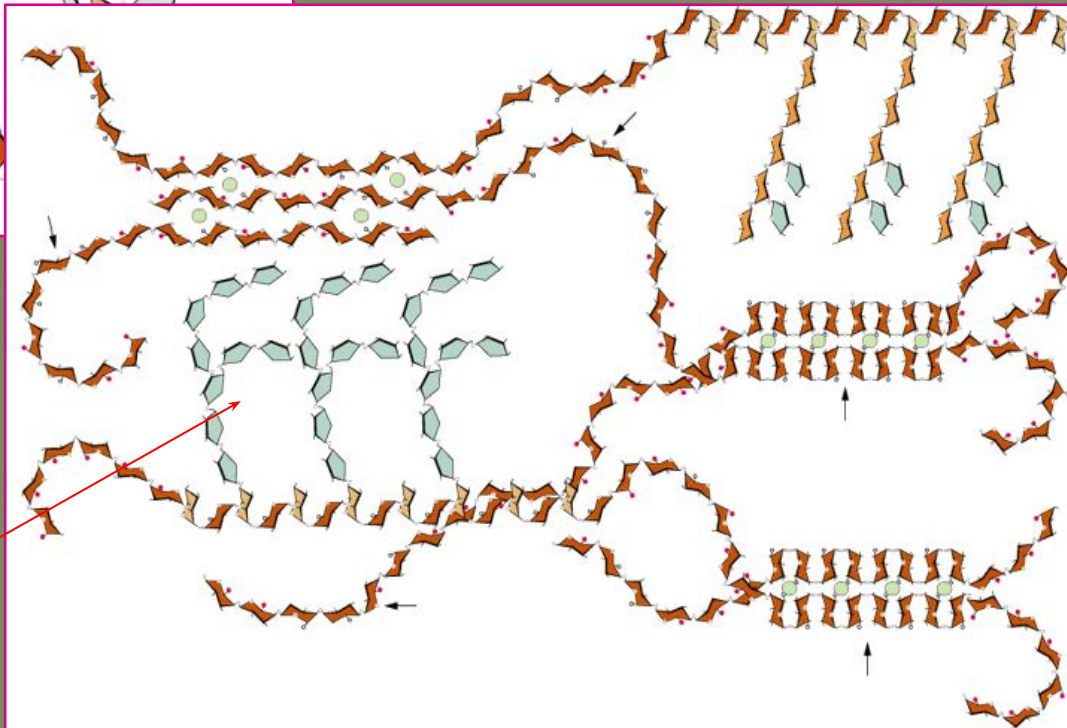


Пектины связываются в сеть

(B) RG II dimer

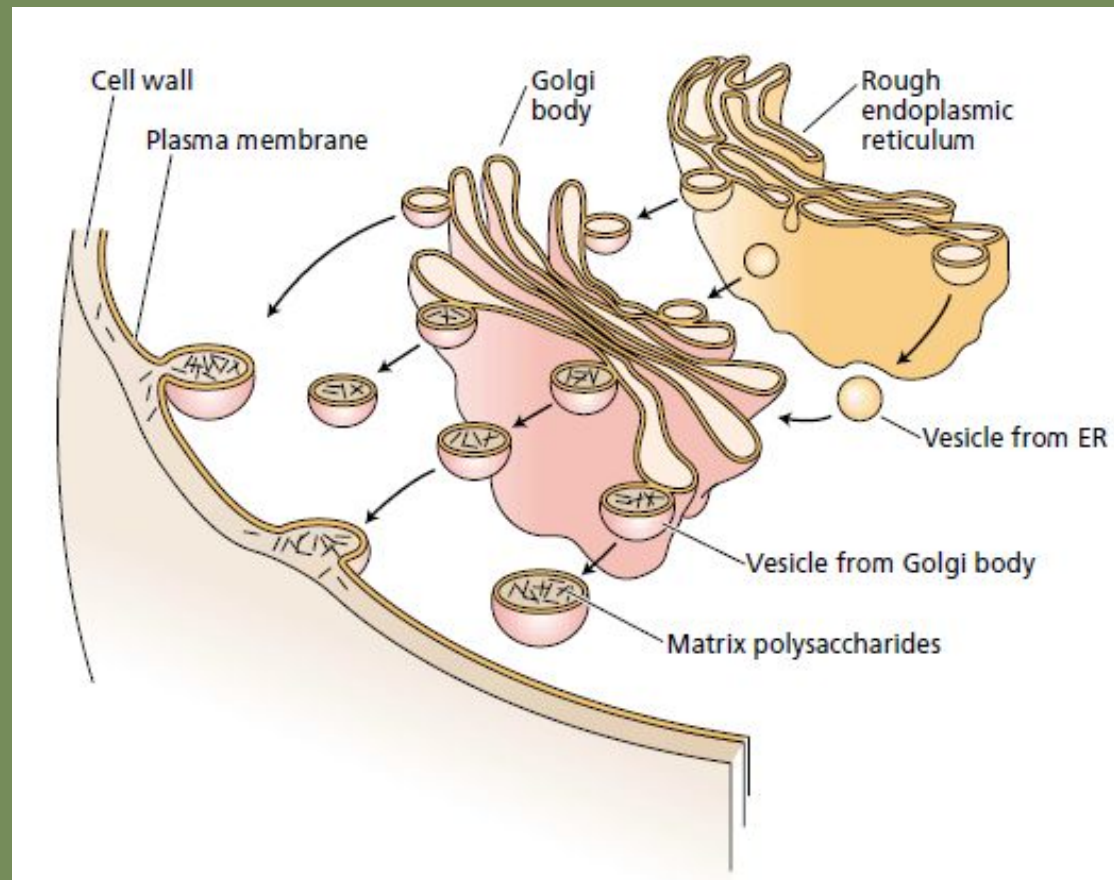


Связки формируются за счет Ca^{2+} (замковые зоны) и атомов бора. Поры формируются за счет незаряженных боковых цепей.



Биосинтез нецеллюлозных полисахаридов КС

- Сахар-нуклеотид полисахарид гликозилтрансферазы – мембран-связанные ферменты аппарата Гольджи
- Из АГ полисахариды матрикса доставляются в стенку в везикулах

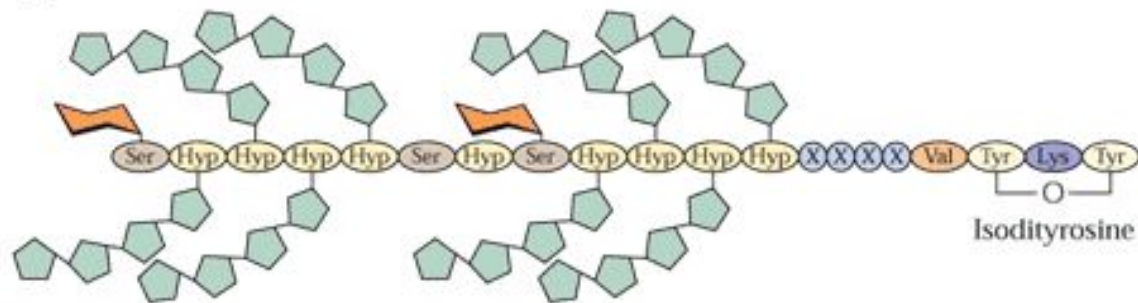


Белки КС

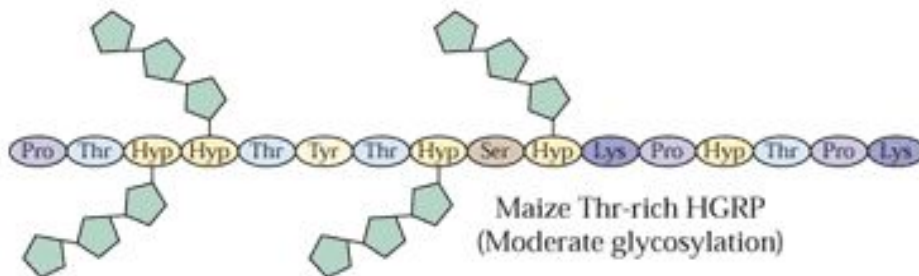
Гликозилированные белки	Гликопротеины, обогащенные гидроксипролином	HRGPs	Пример: экстенсины Локализация: флоэма, камбий, склереиды
	Белки обогащенные пролином	PRPs	Экспрессия при поранении, этилена, засухи, света и т.д. Нодулины (образование клубеньков) Локализация: ксилема, волокна, кора
	Арабино-галактановые белки	AGPs	10% (w/w) белки, 90% (w/w) углеводы Белковая часть богата Нур, Ala, Thr, Gly, Ser
Слабо гликозилированные белки	Белки обогащенные глицином	GRPs	Локализация: ксилема

Структурные белки КС

(A)



Tomato extensin
(Extensive glycosylation)



Maize Thr-rich HGRP
(Moderate glycosylation)

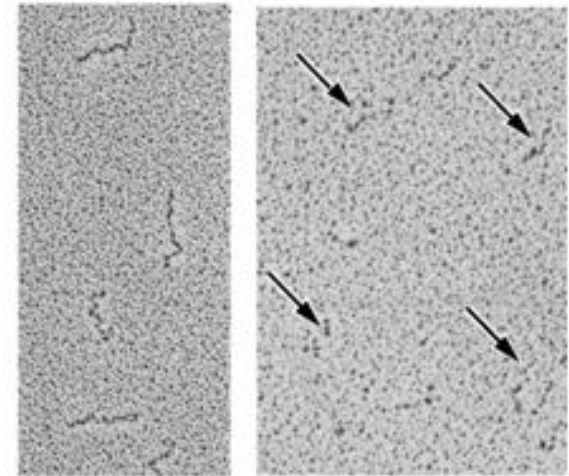


Soybean PRP
(Low glycosylation)

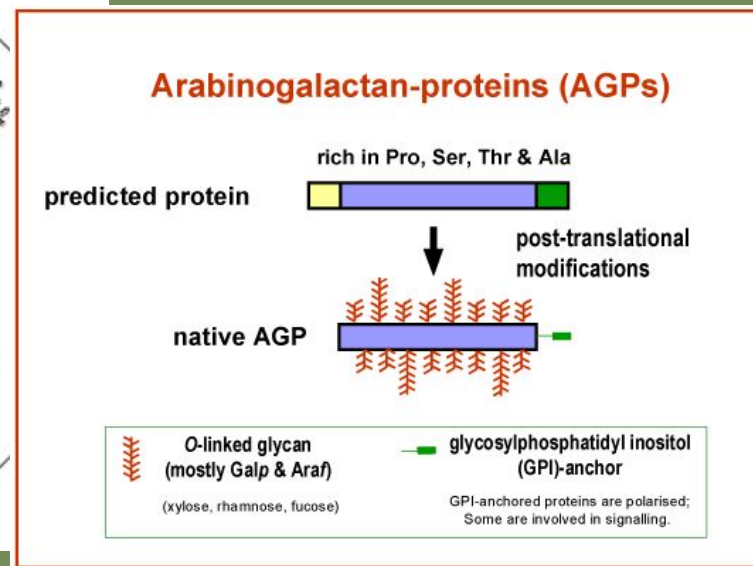
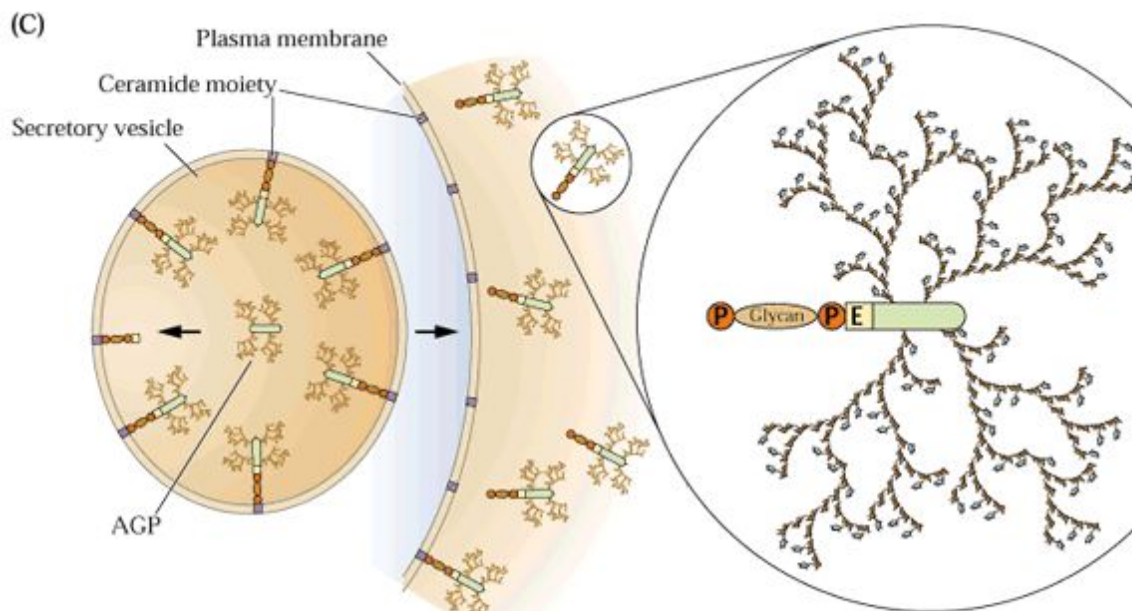


Petunia GRP
(No glycosylation)

(B)



Арабиногалактановые белки

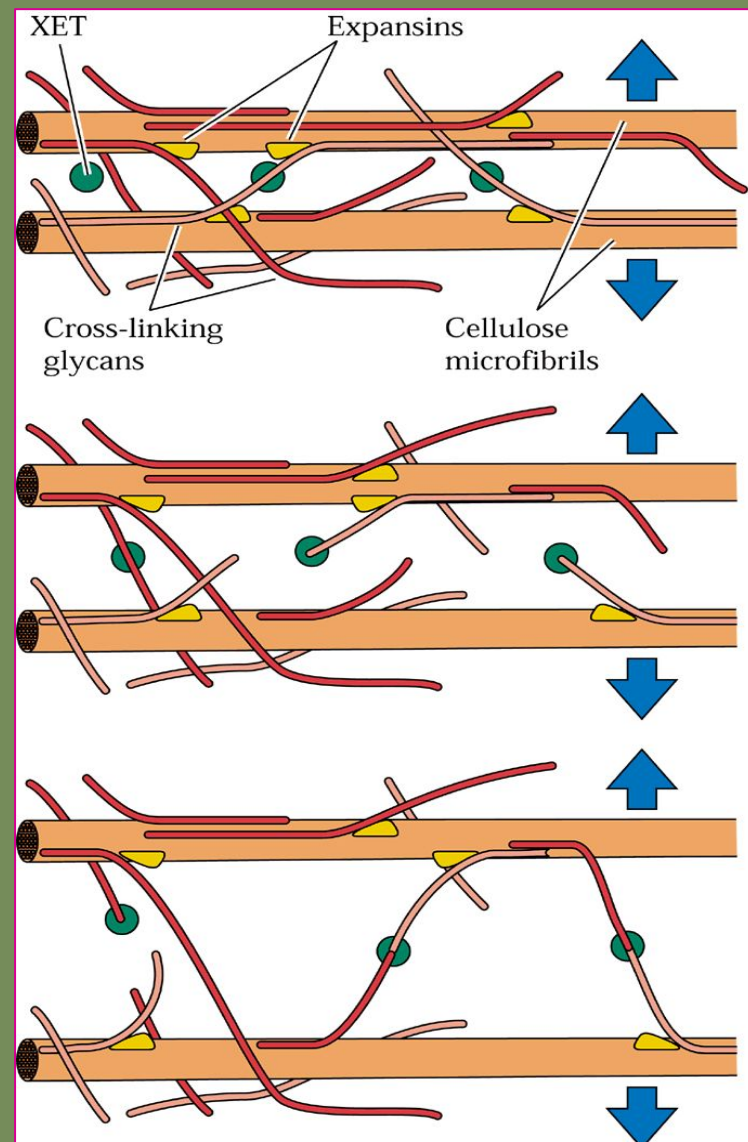


- Эти гликопротеины, в которых углеводная часть значительно преобладает по массе
- Синтезируются в ЭПР, гликозилируются в АГ и доставляются в везикулах
- Функции: межклеточные взаимодействия и сигналинг, в т.ч. в процессе клеточной дифференцировки и морфогенеза
- Выполняют некоторые специальные функции, такие, как направление пыльцевой трубки

Важные ферменты КС

- PME - пектинметилэстераза (отщепление метильных групп от галактуроновой кислоты)
- ХЕТ - ксилоглюкан-эндотрансгликозилаза (структурные перестройки в матриксе)
- Экспансин
- Ферменты АФК метаболизма

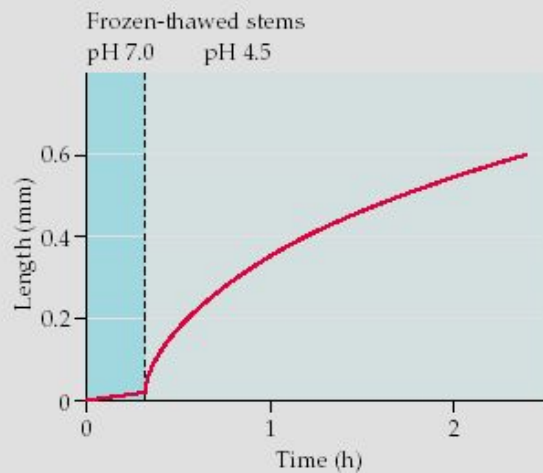
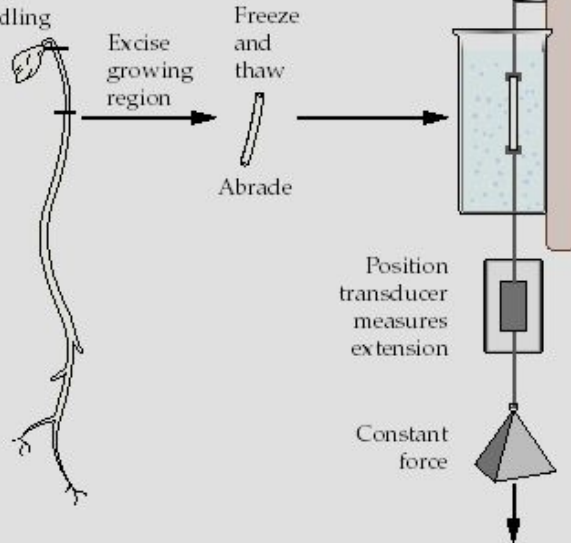
Экспансины разрушают водородные связи между целлюлозой и гликанами. ХЕТ разрезает цепочку гликана и связывает между собой остатки цепей, оказывающиеся рядом, т.е. производит перестройку гликановых цепей.



Еще немного об экспансинах

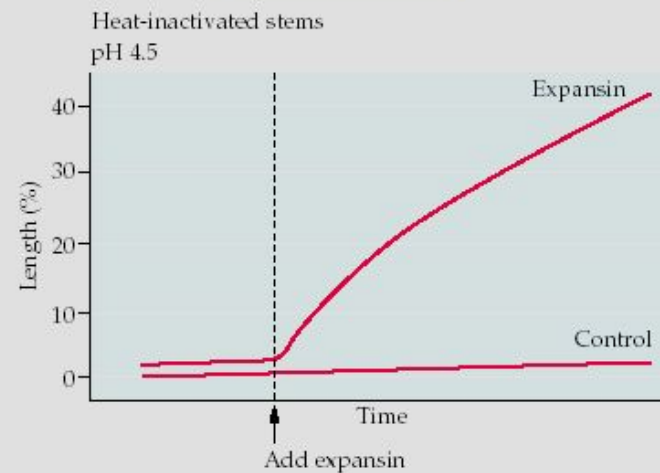
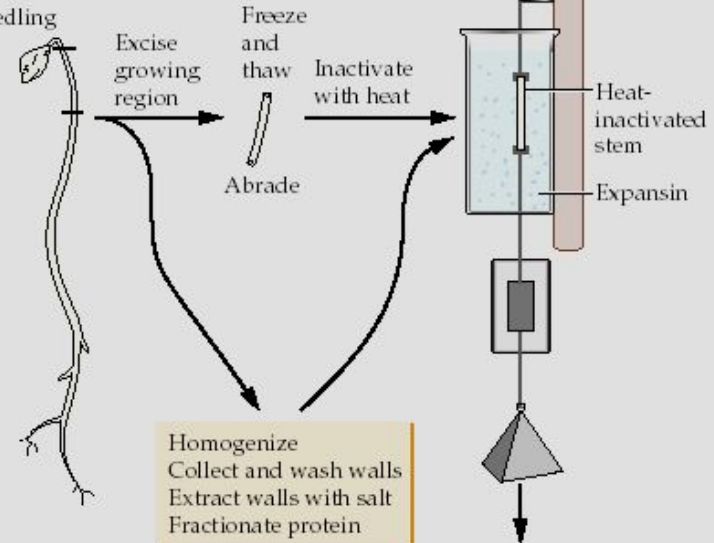
(A) Acid growth

Etiolated cucumber seedling



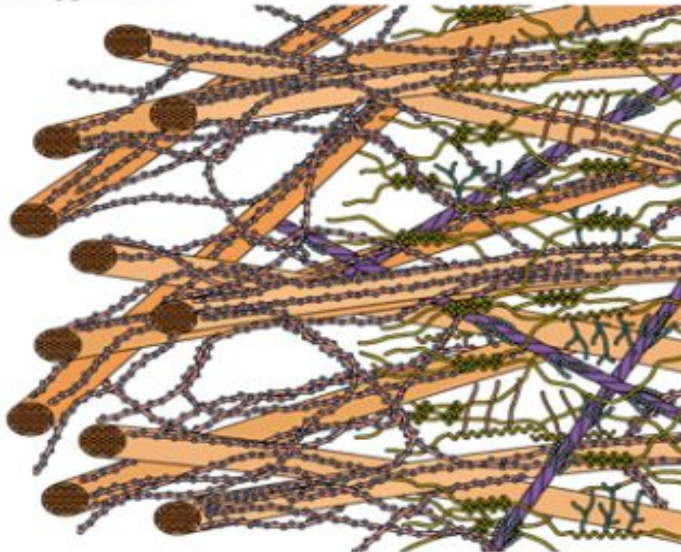
(B) Expansin

Etiolated cucumber seedling

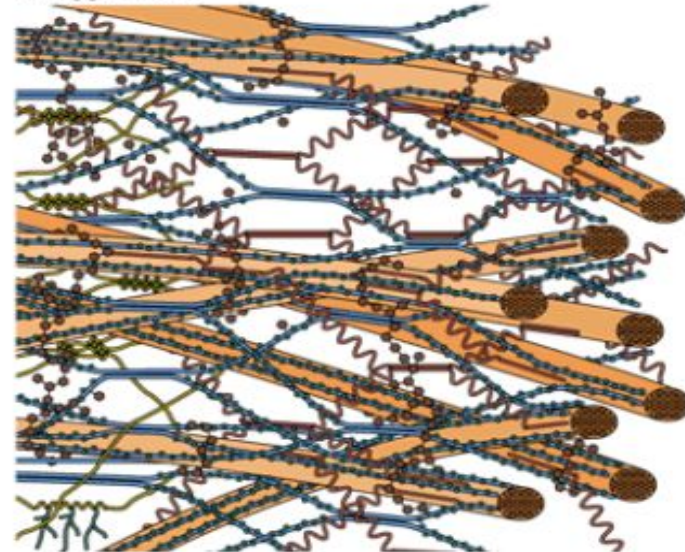


Два типа строения КС

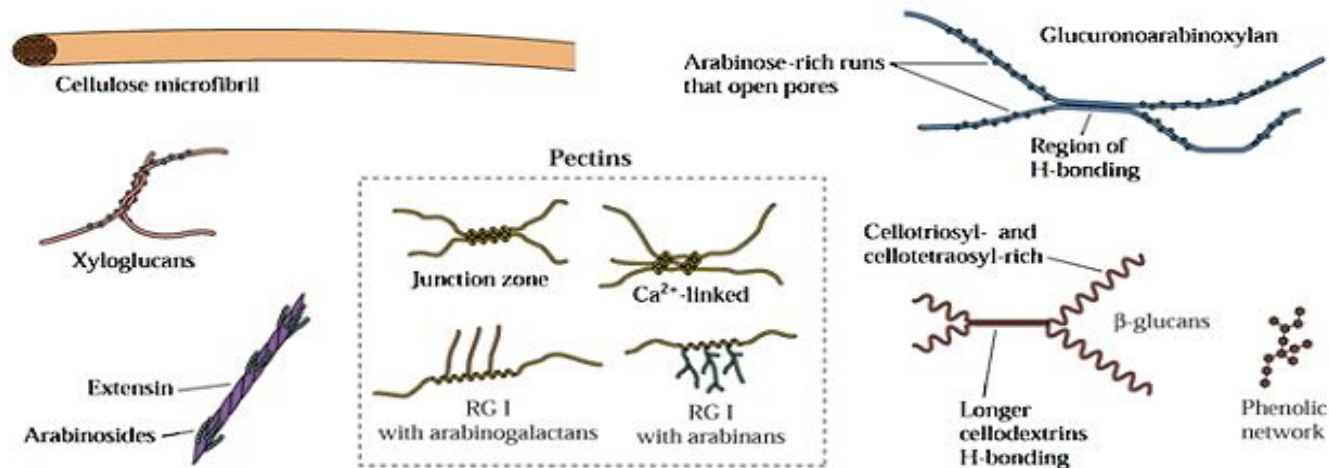
(A) Type I wall



(B) Type II wall



Key:



Два типа строения КС



Тип I

- Характерен для большинства двудольных и «некоммелиноидных» однодольных.
- Клеточные стенки этого типа содержат относительно равные количества **целлюлозы** и **ксилоглюканов** (около 30%).
- Содержат значительные количества **структурных белков** и **пектинов**
- Содержат мало **фенольных соединений**



Тип II

- Характерен для «**коммелиноидных**» однодольных.
- Клеточные стенки этого типа содержат примерно такое же количество целлюлозы, однако микрофибриллы соединяются между собой **глюкуроноарабиноксиланами**.
- Бедны **пектинами**, содержат мало **структурных белков**.
- Формируются обширные **фенилпропаноидные сети**

Вискозное волокно – что это такое?

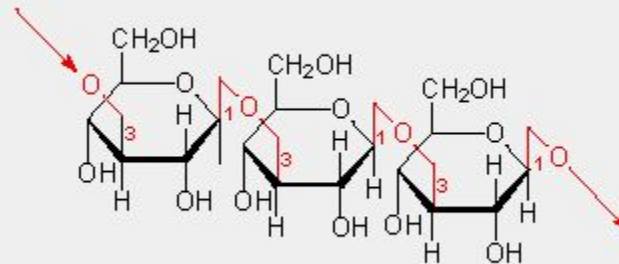
- Вискозу производят из натуральной целлюлозы: древесной стружки и отходов производства хлопка и льна
- Микрофибриллы разрушаются при обработке растворителем, а затем, при высушивании, проходят самосборку.
- Этот процесс свидетельствует в пользу гипотезы о самосборке полимеров КС.



Каллоза (1,3)-D-глюкоза

Обнаруживается

- внутри и снаружи пор ситовидных пластинок флоэмы,
- в первичной КС пыльцевых трубок и гиф грибов,
- на поверхности плазмолизированного протопласта



Клеточная стенка

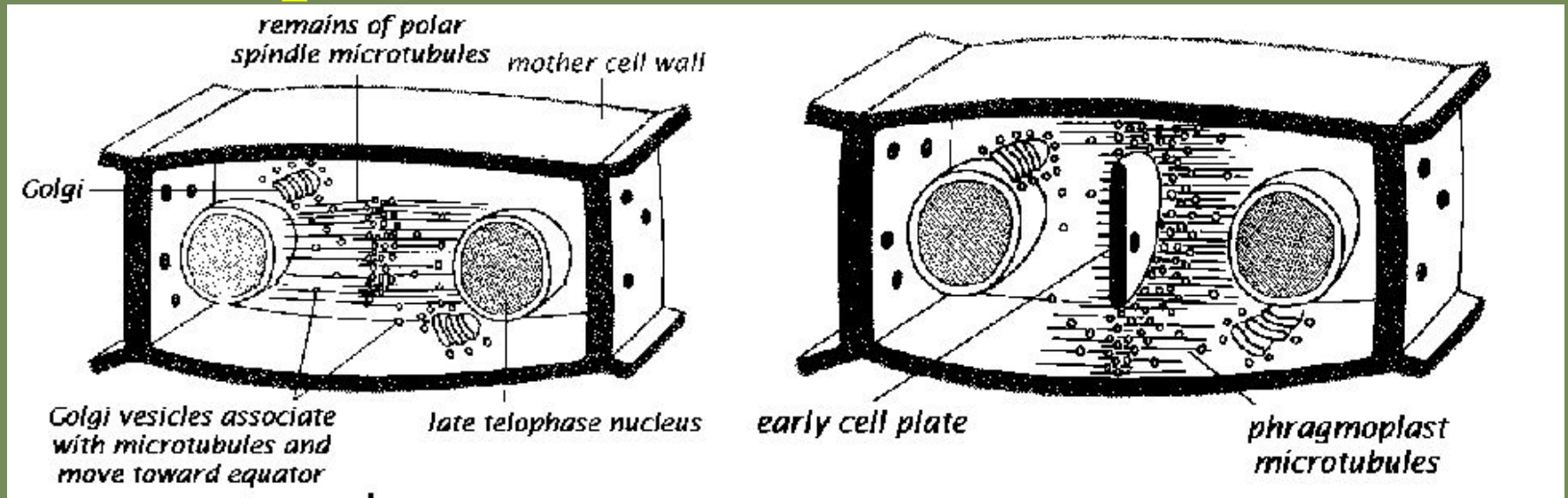
Первичная

- Образуется при делении клетки
- Имеет относительно стандартный состав

Вторичная

- Образуется в процессе дифференцировки
- Имеет тканеспецифичный состав

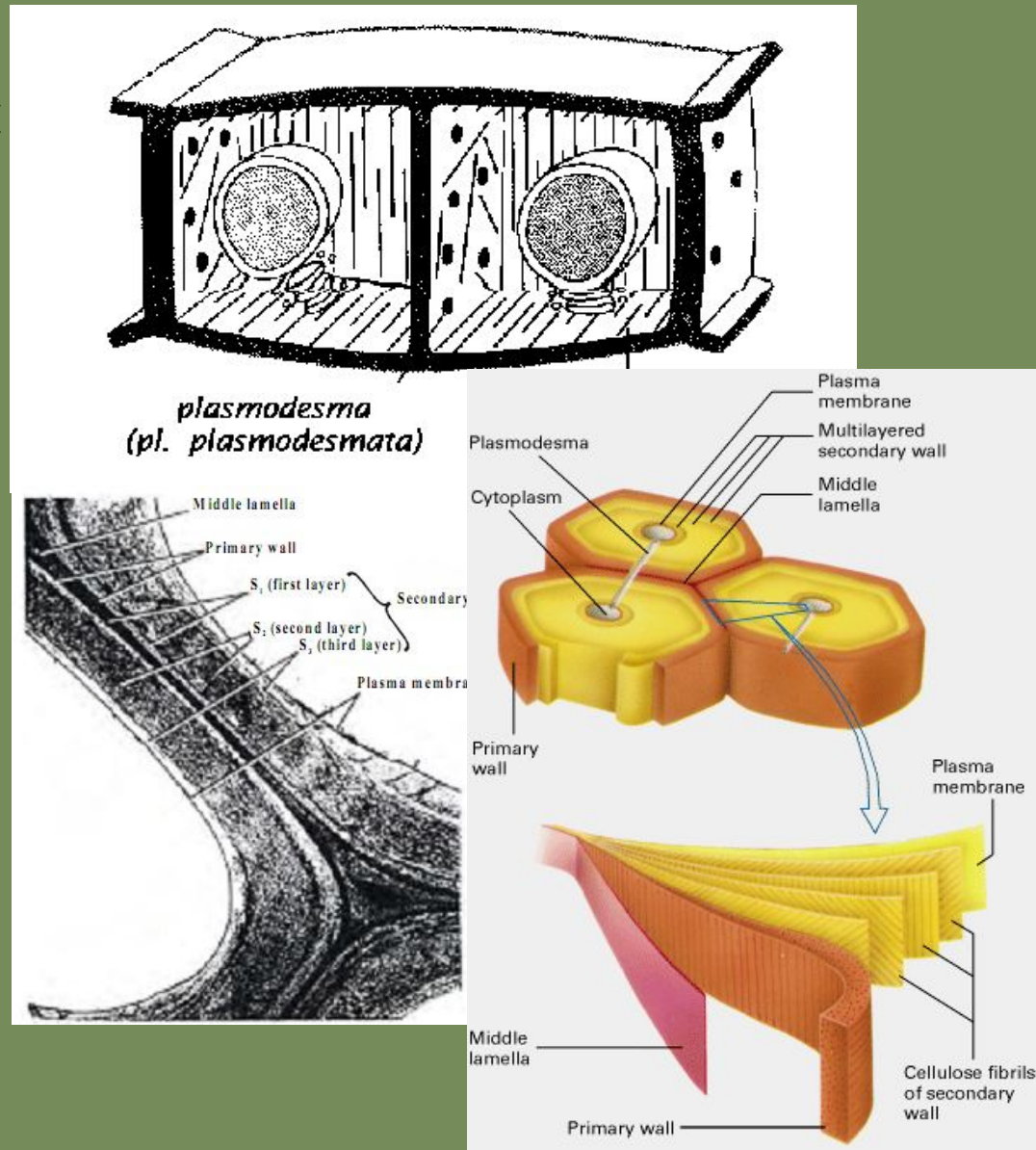
Формирование первичной КС в процессе деления клетки



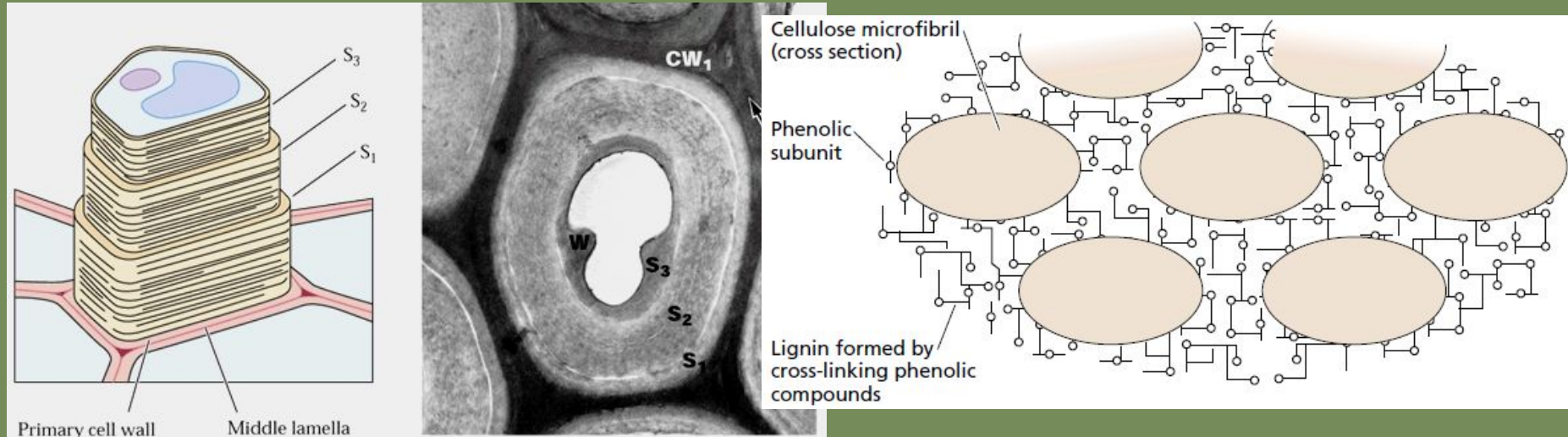
- Ключевую роль играет фрагмопласт, везикулы которого, сливаясь, формируют уплощенный пузырь, содержащий материалы КС
- Образуется срединная пластинка

Срединная пластинка

- Образуется при делении
- Пролегает между первичными КС соседних клеток
- Состоит из пектинов, синтезированных с участием фрагмопласта, которые постепенно деэтерифицируются и связываются между собой кальцием, формируя гель.
- Сразу после деления «досинтезируются» остальные компоненты первичной КС: целлюлоза и гликаны.



Вторичная КС синтезируется после окончания роста



- Вторичная КС обычно состоит из нескольких слоев
- В ней больше целлюлозы, вместо ксилоглюканов присутствуют ксиланы, а доля пектинов снижается
- Между микрофибриллами может находиться **лигнин**, который повышает прочность КС и делает ее недоступной для поедания

