

ПРИРОДА ПИЩЕВОГО ТРАКТА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

© Ю. В. Гамалей

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург;
электронный адрес: ygamalei@mail.ru*

Представлен обзор современных данных о происхождении, структуре и функциях плазмодесм и симпласта растений. «Симпласт» этимологически означает континуальность клеточных протопластов растений. Но исходно термин был предложен для обозначения общности только ситовидных трубок — системы транспорта ассимилятов. Содержимое их полостей предполагалось идентичным цитоплазме. Выяснилось, что это ошибка. Оно идентично вакуолярному экссудату. Современные данные свидетельствуют о том, что в ходе эндосимбиогенеза прокариотов и эукариотов плазмодесмы, объединяемые ими вакуум паренхимы и ситовидные трубки флоэмы возникли как транспортная сеть для распределения фотосинтатов. Таковыми они продолжают оставаться в ходе всей эволюции сосудистых растений. Функциональная роль апопласта в случаях, когда вакуолярный транспорт заблокирован и апопласт становится компенсаторным транспортным каналом, аналогична. Обе транспортные сети — вакуум и апопласт — действительно континуальны в клеточных системах растений в отличие от цитоплазматического компартамента, чья континуальность в лучшем случае побочна и серьезного транспортного значения не имеет. Она плохо совместима с явлением дифференциации клеток и тканей в теле растений и не может быть принята без дополнительных экспериментальных доказательств. Концепция симпласта растений как цитоплазматического континуума в свете новых фактов встречает серьезные проблемы.

Ключевые слова: симпласт, апопласт, вакуум, хлоропласты, стромулы, эндоплазматическая сеть, транспорт, распределение фотосинтатов, сосудистые растения.

История терминов

Симпласт (греческое «континуум протопластов») — одно из давно известных, но не очень понятых отличительных свойств клеточных систем растений. Введение в научный обиход этого термина считается связанным с открытием и описанием плазмодесм, связывающих протопласты соседних клеток (Tangl, 1879; Strasburger, 1882, 1901; Haberlandt, 1888). Открытие плазмодесм и последовавшие исследования их распространения в тканях и органах растений несомненно подготовили почву. Но ни Тангл, открывший плазмодесмы, ни Страсбургер, давший им название «Plasmodesmen», ни Хаберландт, посвятивший их функциональной роли главу в монографии «*Physiologische Pflanzenanatomie*», ничего о симпласте не писали. Идея двухканальной организации транспортных коммуникаций растений, так же как термины «Symplast» и «Apoplast», принадлежат Мюнху (Münch, 1930), который ввел их не только в связи с результатами исследований плазмодесм. Мюнх — автор осмотической модели циркуляции водных растворов в растении. Эта модель проста и возникла, скорее всего, интуитивно. Она была проиллюстрирована очень простыми физическими опытами. Модель базировалась на сведениях о двух типах проводящих элементов у растений и на самых предварительных представлениях об их различиях: перфорациях и порах между трахеальными элементами и плазмодесмах и плазмодесменных полях и пластинках между ситовидными элементами. В отличие от современных специалистов под сим-

пластом Мюнх понимал только континуум ситовидных трубок флоэмы, так же как под апопластом — континуум сосудов и трахеид ксилемы. Он не предполагал расширения этих терминов за пределы флоэмы и ксилемы. Исходно по Мюнху, симпласт — транспортная сеть для распределения фотосинтатов. Это не противоречит публикуемым наблюдениям флоэмоцентрического градиента распределения плазмодесм в теле растений (см.: Гамалей, 1997а, 1998; Zhu et al., 1998).

Несмотря на удивительную интуицию, Мюнх допустил несколько терминологических неточностей, вполне объяснимых структурными представлениями того времени, но запутавших исследователей на многие годы. Во время работы над книгой (Münch, 1930) он не мог знать, что содержимое полостей ситовидных трубок не является цитоплазмой и, следовательно, термин «симпласт» в исходном этимологическом значении (цитоплазматический континуум) к ситовидным элементам флоэмы неприменим. Благодаря этому недоразумению флоэмный транспорт надолго вошел в литературу как транспорт цитоплазматический (Parthasarathy, 1975; Evert, 1990; Schulz, 1997). Многие исследователи, в том числе и автор, сопротивлялись этим взглядам, не допуская возможным и сколько-нибудь эффективным дальний транспорт сахаров по цитоплазме (Esau, 1969; Гамалей, 1981а, 1981б; Giaquinta, 1983). Попытка устранить противоречие введением термина «миктоплазма» вместо «цитоплазма» (Engleman, 1965) выглядела настолько формальной, что термин был подвергнут справедливой критике (Lamoureaux, 1975) и не прижился.

В дальнейших исследованиях оба термина, введенные Мюнхом, стали использоваться не в первоначальном, а в расширенном значении: симпласт — как общий цитоплазматический континуум клеток растений, объединенных плазмодесменными связями (Evert, 1990; Schulz, 1997), апопласт — как альтернативный ему континуум экстраплазматического («свободного») пространства растений (Geiger, 1975; Курсанов, 1976). Ситовидные трубки флоэмы, трахеиды и сосуды ксилемы стали пониматься только как небольшая, более специализированная часть общего для растения симпласта и апопласта. В большинстве учебников и научных изданий именно так до сих пор и толкуются эти транспортные коммуникации, хотя необходимость ревизии такой интерпретации двухканальной организации транспорта и приведения ее в соответствие с современными данными о структуре плазмодесм и ситовидных трубок становится все более очевидной. Примером тому может быть стремление в литературе, посвященной симпласту, к уточняющим терминам: «эндопласт» (или «вакуум») (Гамалей, 2004), «вакуолярный симпласт» (Великанов и др., 2005), «эндоцитозная сеть» (Samaj et al., 2005). Поставить точку в споре о природе симпласта растений — транспортная сеть или цитоплазматический континуум? — такова цель настоящей статьи.

Эндосимбиотическая гипотеза происхождения растений

В последние годы прошлого века лазерная конфокальная микроскопия и видеозаписывающая техника дали возможность наблюдать прижизненную структуру клеток и трассы подвижности флуоресцентных меток почти с таким же увеличением и разрешением, как трансмиссионная электронная микроскопия (Köhler et al., 1997, 2000; Kwok, Hanson, 2004; Gunning, 2005; Natesan et al., 2005). В результате локализация, компартментация и эндосимбиотические взаимоотношения цитоплазмы и органелл (пластид, митохондрий) в клетках растений стали визуально наблюдаемыми. Эндосимбиотическая гипотеза получила полное признание, возникли новые направления ее развития. Прорыв зрел более 100 лет. В эпоху теоретического оформления (Фаминцын, 1907; Мережковский, 1909) гипотеза оказалась явно не ко времени, другого объяснения трудностей ее признания нет. Она требовала пересмотра базовых концепций клеточной теории, но на них уже опиралась поднимавшаяся на ноги генетика, не менее популярная тогда, чем молекулярная биология сейчас. Пересмотр положений клеточной теории на том фоне, видимо, энтузиазма не вызывал. Теперь критический пересмотр устаревших взглядов на организацию клеток и клеточных систем высших растений ничему не грозит. Практически он уже произошел (Гамалей, 1997а, 1997б, 2006; Keeling, 2004; Margulis, 2004; Samaj et al., 2005; Baluska et al., 2006; Пиневиц, 2007), что несомненно повлияет на развитие многих фундаментальных и прикладных направлений биологии растений. Идет рабочее обсуждение композитной индивидуальности растений, основанной на взаимодействии нескольких геномов. Даже «дарвиновской» эволюционной концепции теперь в западной литературе противопоставляется «маргулисовская» (Baluska et al., 2006), что исторически не вполне справедливо, потому что, строго говоря, эти научные подходы не противоречат друг другу и пионером этих взгля-

дов, ученым, гонимым за них, был А. С. Фаминцын, а не Линн Маргулис.

Согласно эндосимбиотической гипотезе, хлоропласты растений — несвободно живущие в теле растений цианобактерии (Whatley, 1992; Keeling, 2004; Пиневиц, 2007). Инвазия цианобактерий в эукариотические клетки, по этой гипотезе, заканчивается их локализацией в вакуолях. Наполняясь фотосинтатами и осмотически накачиваемой водой, вакуоли растут, сливаются, перетекают из клетки в клетку, формируя плазмодесмы. С их межклеточной экспансией связан экспорт фотосинтатов. Следовательно, хлоропласты — источник не только фотосинтатов, но и межклеточной транспортной сети, по которой фотосинтаты распределяются по тканям и органам растения (Гамалей, 1997а, 1997б, 2004, 2008а). Хлоропласты автотрофных тканей — исток распределительной сети, лейкопласты запасующих тканей — место ее завершения. Флоэма и ее ситовидные трубки — только центральная и наиболее специализированная часть этой сети. Ограничивающая ее мембрана формируется из мембранной капсулы (эндосомы), в которой заключены вступившие в эндосимбиоз цианобактерии и которая становится буферной зоной обмена между эндосимбионтами. После осуществления полного сиквенса ДНК хлоропластов и цианобактерий и установления гомологии их нуклеотидных последовательностей (см.: Антонов, 2007) гипотеза эндосимбиотического происхождения растений перешла в разряд окончательно установленных фактов. Обсуждение альтернативных вариантов происхождения растений прекращено.

В контексте теории эндосимбиотического происхождения растений не принято обсуждать агрессию одного из партнеров в качестве иницирующего начала эндосимбиогенеза. Стоит заметить, однако, что в первых работах делался больший упор на появление цитоскелета у протистов в качестве структурной основы глотательного аппарата, обеспечившего поглощение бактерий клетками протистов (Whatley, 1992; Margulis, 2004). В последние годы все чаще обсуждаются механизмы активной инвазии самих бактерий в клетки протистов. Установлено, например, что бактерии способны изменять состояние клеточного цитоскелета и таким образом контролировать инвазию в организмы эукариотов со всеми вытекающими последствиями, в том числе и со становлением эндосимбиотического партнерства. В этой трактовке протеоолитический механизм инвазии не имеет принципиальных отличий от способов распространения бактериальных и вирусных инфекций.

Пищевой тракт растений

Фотосинтез-зависимое образование эндомембранной системы растительных клеток в форме эндоцитозных капсул цианобактерий — одно из следствий их поглощения протистами типа амёб или флагеллят (Гамалей, 1997б; Samaj et al., 2005). Мембранная капсула цианобактерий, возникающая из плазмалеммы хозяина, растет по мере наполнения продуктами их жизнедеятельности — фотосинтатами. Это одно из положений эндосимбиотической теории, которое может быть проверено простыми экспериментами с суспензионными гидрокультурами протопластов, изолированных из клеток мезофилла. Удаление из протопластов вакуолей сопровождается их появлением вновь из эндомембранной капсулы хлоропластов (Horten-

steiner et al., 1992). Восстановление невозможно при отсутствии света или в случае удаления из протопластов всех пластид. Результат однозначно решает вопрос об источнике развития эндомембранной системы (эндоплазматический ретикулум + вакуоли) в пользу хлоропластов. Для полной доказательности эксперименты были повторены на гидрокультурах протопластов из листьев нескольких видов растений (Hortensteiner et al., 1992, 1994; Newell et al., 1998). Результат хорошо воспроизводится: без хлоропластов и в темноте эндомембранная система не восстанавливается.

Трансмиссионная электронная микроскопия позволяла визуально наблюдать производность каналов эндоплазматического ретикулума от оболочки хлоропластов и их фотосинтез-зависимую подвижность. Публикаций с картинками расходящихся от пластидной оболочки ретикулярных тяжей было много, и все они были получены на материале фотосинтетически активных листьев (Wildman et al., 1962; Thomson, Whatley, 1980; McLean et al., 1988, и др.). Но их убедительность, видимо, все-таки не была достаточной. Оппоненты ссылались на высокую вероятность артефактов в мертвом фиксированном четырехокисью осмия материале.

Первые же прижизненные наблюдения клеток мезофилла с использованием конфокальной лазерной микроскопии позволили подтвердить формирование вокруг хлоропластов радиально растущих от их оболочки ретикулярных трубок, получивших в этих работах наименование «стромул» (Köhler et al., 1997; Gray et al., 1999). Их сеть легко окрашивалась флуоресцентными маркерами (GFP), синтезируемыми в самих хлоропластах (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2003, 2004). Зависимость экспансии сети от фотосинтеза и накопления фотосинтатов также полностью подтвердилась: индукция сети от хлоропластной оболочки инициируется светом, в условиях темноты наблюдается ее редукция (Gray et al., 2001). В благоприятных для фотосинтеза условиях сеть трубок растет, распространяясь со скоростью 1.5—2.0 мкм/с от хлоропластов к клеточной периферии. Достигая клеточной оболочки, трубки проникают через нее с образованием плазмодесм (Arimura et al., 2001). Прижизненными наблюдениями цитокинеза установлены первичность локализации трубчатой сети, ориентированной поперек плоскости клеточного деления, и вторичность формирования клеточной пластинки и плазмодесм в местах пересечения пластинки эндоплазматическими трубками (Hepler, 1982; Kutsuna et al., 2003). Наблюдаемое GFP-окрашивание десмотрубок плазмодесм, в том числе и «вторичных», формируемых дополнительно между уже не делящимися клетками, показывает, что все плазмодесмы являются производными стромул, обязательное условие образования которых — фотосинтетическая активность хлоропластов. Так же как и плазмодесмы, стромулы найдены во всех обследованных тканях растений (Gray et al., 2001), но распределение и тех и других имеет флоэмоцентрический градиент (Гамалей, 2004). Известная по данным трансмиссионной электронной микроскопии сетевая организация десмотрубок — свидетельство идентичности самих «стромул» трубкам эндоплазматической сети. Одна из двух терминологий, возникших независимо при использовании методов электронной и конфокальной микроскопии, стала избыточной. Как исторически первая, эндоплазматическая сеть имеет большее право быть сохраненной (Kutsuna et al., 2003; Гамалей, 2006), тем более что термин «стромула» оказался не очень удачным: наличие

белков стромы в «стромулах» не подтвердилось (Arimura et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004).

Окраска «стромул» внутри плазмодесм флуоресцентными красителями, в том числе зеленым флуоресцентным белком, синтезируемым в хлоропластах (Arimura et al., 2001), стала очень важным аргументом против концепции «симпласта» как цитоплазматического континуума. Идентичность десмотрубки плазмодесм стромулам и прямая зависимость межклеточной экспансии стромул и формирования плазмодесм от фотосинтеза и экспорта фотосинтатов ставят точку в вопросе о транспортном канале фотосинтатов. Им является вакуум, а не симпласт в расхожем толковании цитоплазматического континуума. Попытка компромисса введением термина «вакуолярный симпласт» (Великанов и др., 2005) предполагает, что кроме «вакуолярного» есть еще «цитоплазматический». Так ли это — предстоит проверить. Некоторые основания для этого, безусловно, есть. Это прежде всего представления о межклеточном обмене белковыми, липидными и нуклеиновыми «сигнальными» макромолекулами (Lucas et al., 1995; Kühn et al., 1997; Oparka, Santa Cruz, 2000; Zambryski, 2004). Представления в основном гипотетические, так как прямые попытки обнаружить переход меченых белков или РНК по цитоплазматическому кольцу плазмодесм пока к положительному результату не привели. Такой переход более вероятен по ретикулярной трубке, аргументация его более убедительна. При встройке метки в ретикулярную мембрану способность ее перемещения из клетки в клетку подтверждена (Vance, 1990). Еще более важно, что концепция «симпласта» как цитоплазматического континуума находится в явном противоречии с очевидным фактом дифференцированного развития клеток растений. Континуальность цитоплазмы едва ли совместима с процессом дифференциации клеток и тканей. Континуальность распределительной сети, наоборот, дает ключи к пониманию причин и механизмов дифференциации (Baglow, Carr, 1974; Гамалей, 1997а, 1997б). Если последующие исследования все-таки дадут веские аргументы в пользу существования еще и цитоплазматической непрерывности в теле растений, очевидно, что ее происхождение вторичное, попутное и функционально менее значимое относительно непрерывности транспортного канала углеводного пищевого тракта.

Структурные элементы пищевого тракта

Независимые исследования структуры ситовидных трубок флоэмы методами электронной и флуоресцентной конфокальной микроскопии подтвердили их идентичность полостям эндоплазматического ретикулума и вакуолям спутников ситовидных трубок (Van Bel, Knoblauch, 2000; Гамалей, Пахомова, 2002). С использованием флуоресцентных меток показана их онтогенетическая и функциональная преемственность (Kutsuna et al., 2003). В итоге проведенных исследований установлено, что все локусы стартующего от хлоропластов в процессе фотосинтеза эндоплазматического мембранного компартмента (стромулы → эндоплазматический ретикулум → вакуоли → плазмодесмы → полости ситовидных трубок флоэмы) при всем кажущемся многообразии их форм представляют собой последовательный ряд структурных модификаций мембранной сети распределения фотосинтатов. Эндомембранная транспортная сеть (вакуум) стержнем проходит внутри цитоплазмы паренхимных клеток и остается един-

ственным клеточным компонентом в зрелых ситовидных трубках (после завершения их дифференциации в качестве проводящих элементов флоэмы; Гамалей, 2004, 2008а).

Доказанная методами конфокальной микроскопии производительность плазмодесм, вакуоля и всей клеточной системы растений в целом от фотосинтетической активности хлоропластов позволяет вернуться к ряду нерешенных или неправильно решенных в прошлом вопросов. Несмотря на более чем столетнюю историю исследований плазмодесм и симпласта (Tangl, 1879; Munch, 1930), природа плазмодесм и базирующегося на их существовании симпласта оставалась не полностью понятой. В обзорных работах по функционированию межклеточных коммуникаций растений вопросам транспорта по плазмодесмам белков, нуклеиновых кислот, вирусов, бактерий, ксенобиотиков уделялось и продолжает уделяться значительно больше внимания, чем транспорту углеводов (Alfonso et al., 2006; Baluska et al., 2006; Heinlein, 2006). Теперь очевидно, что эндоплазматическая сеть (сеть «стромул») и производные от нее плазмодесмы — в первую очередь структуры распределительной системы фотосинтатов, транспорт углеводов — их главная функция. Более поздние и специализированные производные — вакуоли паренхимы, полости ситовидных трубок флоэмы — тем более, что их содержимое на 95% состоит из углеводов (Leigh, 1984, 1997). Формирование всего структурного ряда связано с обеспечением углеводного питания клеточных систем растений. Продукты фотосинтеза и распределяющая их сеть в ходе эволюции растений возникают параллельно, источником обоих являются хлоропласты — цианобактерии, живущие в теле растений.

Основные функции пищевого тракта

Для многоклеточных систем, в том числе и растительных, тип питания является признаком ключевым. Мир растений автотрофен, но автотрофия — тип питания прокариотов. Раздел между автотрофными и гетеротрофными организмами проходит по границе царств прокариотов и эукариотов (Пиневиц, 2007). Растения — не исключение из правила. К автотрофии способны не растения, а включенные в них цианобактерии. В последних обзорах их все чаще называют «несвободно живущими цианобактериями». Сходства свободно и несвободно живущих цианобактерий по мере развития исследований все более подтверждаются. В результате широко распространенный ранее более осторожный термин «предшественники хлоропластов растений», ориентированный на объяснение возникших в процессе эволюции различий, постепенно вытесняется новым, подчеркивающим сходства. Способность к фотосинтезу — уникальная особенность именно цианобактерий, в теле растений они автотрофы в точном значении (Пиневиц, Аверина, 2002). Фотосинтез и вытекающая из него автотрофия привнесены в мир растений населившими их распределительную систему цианобактериями (Пиневиц, 2007). В такой интерпретации противоречие между эукариотной организацией растений и автотрофным типом их питания снимается, но все эти термины теперь оказываются нуждающимися в уточнении.

Несвобода бактериальных эндосимбионтов заключается в зависимости их развития не только от внешних факторов, регулирующих фотосинтез, но и от многих параметров состояния внешнего партнера — клеточной сис-

темы растения (Гамалей, 2008а). В этом кардинальное отличие от свободно живущих цианобактерий. Естественно, что и сам внешний партнер в своем развитии полностью контролируется внутренним, обеспечивающим питание. Полярную локализацию в теле растений, фотосинтезирующих и запасующих ассимиляты клеток в соотношении примерно 1 : 4 при одинаковом типе питания всех, невозможно представить без эффективной и подвижной межклеточной распределительной системы. В клеточной системе растений процент реализации пластидами способности к фотосинтезу очень невысок. Ограничителем развития структуры и функциональной активности пластид выступает общий пул фотосинтатов в распределительной сети, проходящей внутри клеток. Постоянное соотношение между автотрофными и гетеротрофными тканями в клеточных системах растений задано балансом фотосинтатов в пищевом тракте. Подавление функционирования пищевого тракта холодом, обезвоживанием, механическими барьерами, химическими реагентами медленно вызывает накопление ассимилятов выше зоны подавления и их дефицит ниже ее (Гамалей, 2004). Вслед за этим ингибируется фотосинтез и подавляется развитие пластид. Показано, что большинство факторов, контролирующих фотосинтез в природной обстановке, действуют опосредованно через влияние на состояние системы распределения фотосинтатов (Гамалей, 2004; Баташева и др., 2007). Для свободно живущих цианобактерий первым среди факторов, контролирующих функционирование, является свет. Для несвободно живущих таковым может быть любой фактор, контролирующий развитие внешнего партнера.

Основная функция пищевого тракта — обеспечение донорно-акцепторных отношений органов. Эти отношения являются сугубо трофическими (Мокроносков, 1981; Гамалей, 1998; Samaj et al., 2005). Гормональные и ферментативные активности, часто обсуждаемые в рамках этой темы, могут играть роль дополнительной регуляторной надстройки, усложняющей, но не меняющей в принципе трофическую основу донорно-акцепторных отношений. Не случайно многие авторы пользуются термином «донорно-акцепторная система» как синонимом «распределительной» или «проводящей» системы (Курсанов, 1976; Мокроносков, 1981). Равноправность этих терминов может быть подтверждена разнообразием балансовых отношений автотрофных и гетеротрофных тканей, фотосинтеза и дыхания органов у обитателей контрастных экологических условий.

Исключительно высокие показатели фотосинтеза листьев известны для видов тропического дождевого леса (Van der Heijden, Phillips, 2008). Показатели роста у этих растений тоже максимальные. Им же свойственны и максимальные показатели дыхания точек роста или развития семян. В совокупности эти данные свидетельствуют о том, что распределительная система в этих условиях функционирует очень эффективно, обеспечивая оптимальную реализацию донорно-акцепторных отношений тканей и органов. В качестве противоположного примера могут быть приведены арктоальпийские виды. Обитая в условиях постоянно низких температур, подавляющих функционирование распределительной системы, они имеют высокие показатели дыхания для фотосинтетических органов (листьев) и очень низкие — для точек роста. Блокада функционирования пищевого тракта разрывает донорно-акцепторные отношения органов, ведет к избытку фотосинтатов в листьях и их дефициту в точках роста. Ча-

стичное или полное подавление роста отражено карликовыми и подушкообразными формами арктоальпийских растений. Аналогичные варианты дефектных донорно-акцепторных отношений известны для растений аридных зон и солончаков (Гамалей, 1998). Функционирование их пищевого тракта подавлено другими факторами (водный дефицит, засоление), но общий результат тот же самый — блокада функционирования симпласта и разобщение трофических отношений органов.

Другая широко обсуждаемая функция распределительной сети — межклеточный, в том числе и дальний (по ситовидным трубкам), транспорт белков, нуклеиновых кислот, иных, чем углеводы, метаболитов. В отношении белков их транспорт по эндоплазматическому ретикулуму и плазмодесмам можно считать хорошо документированным (Zambryski, 2004). Подтверждается это и быстрым распространением по ним GFP — зеленого флуоресцентного белка, синтезируемого в пластидах после внедрения в их геном плазмидной бомбардировкой соответствующих генов из генома морских моллюсков (Arimura et al., 2001; Kim et al., 2005). Транспорт белков по плазмодесмам может быть двухканальным: по трубчатому ретикулярному и по кольцевому цитоплазматическому каналам (Golecki et al., 1999; Oparka, Turgeon, 1999; Alfonso et al., 2006). Который из них считать функционально более соответствующим обеспечению белкового межклеточного обмена — вопрос проблематичный. Предпочтение в литературе обычно отдается цитоплазматическому каналу (Oparka, Turgeon, 1999; Oparka, Santa Cruz, 2000), хотя способность его быть руслом активного транспорта по-прежнему не доказана. Представления о транспорте по плазмодесмам РНК возникли на базе совершенствования методов сбора и анализа состава флоэмного экссудата. Современная стилетомия (сбор экссудата через отрезанный стилет тли) дает возможность получить его в очень чистом виде. Основу экссудата составляют сахара, сахароспирты, аминокислоты. Небольшие количества белка и следовые РНК найдены (Lucas et al., 1995; Kuhn et al., 1997), но для подтверждения предположения о цитоплазматической природе флоэмного транспорта (Schulz, 1997) эти количества явно малы. На материале этих данных обсуждается множество сценариев участия симпласта в информационном генетическом переносе между органами, находящимися на противоположных полюсах донорно-акцепторной системы (Citovsky, Zambryski, 2000; Kim et al., 2001; Samaj et al., 2005). Возможность дальнего транспорта РНК по флоэме революционно меняет представления о регуляторных механизмах развития клеточных систем растений (Kim et al., 2005; Alfonso et al., 2006) и резко повышает внимание к флоэме как к ткани, осуществляющей информационный обмен и координацию развития. Осторожное отношение к результатам этих работ в литературе (Oparka, Santa Cruz, 2000; Гамалей, 2004, Samaj et al., 2005) объясняется тем, что умышленное преувеличение не трофической, а сигнальной и регуляторной роли флоэмы и коммерческая мотивация данного направления исследований, к сожалению, не могут быть исключены полностью.

Обнаружение РНК и белков во флоэмном экссудате свидетельствует более всего о повышении методических возможностей тонкого анализа экссудатов. О роли макромолекул, содержащихся во флоэмном экссудате, по этим материалам судить трудно. Наряду с возможностью функционирования «симпласта» в качестве «информационно-го суперканала» обсуждается версия «сточной канавы»,

основанная на предположении об издержках несовершенного механизма загрузки ситовидных трубок через плазмодесмы и отверстия ситовидных полей (Oparka, Santa Cruz, 2000). В этом варианте информационные макромолекулы в экссудате рассматриваются как неизбежный загрузочный «мусор», по крайней мере по происхождению. Что касается последствий, то жизнеспособность молекул мРНК, найденных в ситовидных трубках флоэмы, требует проверки. Продолжительность жизни молекул РНК — минуты, а время транспорта между полюсами загрузки и разгрузки флоэмы — часы и даже сутки. Но возможность консервации и активации макромолекул, в том числе и мРНК, допускается (Kim et al., 2001). Есть и другое объяснение этих данных — содержание макромолекул информационной РНК в ситовидных трубках вовсе не означает, что они транспортируются по симпласту флоэмы. Рядом с каждой трубкой есть клетка-спутник — более вероятный поставщик РНК и белков (Gomez et al., 2005). Латеральный транспорт между ситовидной трубкой и ее спутниками может не иметь ничего общего с дальним, осевым транспортом. Некоторые макромолекулы, казавшиеся столь специфичными для транспортных каналов флоэмы, были найдены позже и в ксилеме (Ryan, Pearce, 1998). В связи с этим обсуждается сигнальная функция макромолекул, распространяемых по флоэме и ксилеме (Yoo et al., 2004). Наконец, возможны и методические артефакты в процессе сбора экссудата: загрязнение его нуклеиновыми кислотами из паренхимных клеток или из сосущего аппарата тли. Точка зрения, допускающая случайность попадания отдельных компонентов в канал, естественно, не может считаться согласующейся с представлениями об информационной и сигнальной роли вакуола. В последнем случае избирательность транспорта должна обеспечиваться четко. Это особенно важное условие для гормональных соединений, регуляторных белков и РНК, чье функционирование обеспечивается в очень узком диапазоне концентраций.

Водная природа вакуола предполагает его особую роль в проведении электрических импульсов, в динамике распределения внутриклеточного кальция. Результаты измерений электрического сопротивления плазмодесм подтвердили, что их функционирование можно описать как пульсацию в режиме быстрого перехода от закрытого состояния к открытому (Holdaway-Clarke et al., 2000). Изменения содержания Ca^{2+} и электрических характеристик могут быть посредниками в реакциях сокращения плазмодесм в ответ на понижение температуры. Охлаждение приводит к повышению уровня внутрицитоплазматического Ca^{2+} и сокращению актомиозиновых и центриновых фибрилл. Одновременно резко возрастает электрическое сопротивление плазмодесм. Длительность этих реакций исчисляется секундами. Находящееся в противофазе к сокращению плазмодесм их электрическое сопротивление увеличивается в десятки, а иногда и в сотни раз в течение 5 с (Knight et al., 1996). Обсуждаемый в литературе каллозный механизм регуляции пропускной способности плазмодесм (Van Bel, 2006) явно не соответствует скоростям реакций, обнаруженным с помощью методов электрофизиологии: для отложения каллозы требуются минуты и часы, а не секунды. Каллозный механизм блокады симпластного транспорта чаще рассматривается как раневая реакция на механические повреждения флоэмы, как реакция, гарантирующая защиту флоэмного канала от разгерметизации (Гамалей, 2004). Разгерметизированный вакуола флоэмы функционировать не может.

Еще одна группа функций симпласта (вакуома) флоэмы ассоциируется с распространением по нему вирусов, бактерий, патологий самой разной природы и связанных с ними иммунных ответных реакций растений. Эти работы в связи с их практической важностью всегда развивались опережающими теоретические исследования темпами (см.: Esau, 1968). Инфицирование клеточных систем растений по симпласту предопределено эндосимбиотической природой самих растений: эволюционное приобретение протистами сократительного цитоскелета привело к развитию глотательных способностей цитоплазмы. В связи с этим все виды микроорганизмов легко, как цианобактерии, попадают в пищевой тракт, после чего заражение приобретает системный характер. Распространяясь по симпласту и размножаясь в нем, микроорганизмы не могут быть локализованы на уровне клеток или тканей. Проницаемость плазмодесма и симпласта флоэмы для них детально исследована (McLean et al., 1995; Reihel et al., 1999; Heinlein, Epel, 2004). Плазмодесмы могут быть барьером для проникновения вирусов только при условии блокады всех функций симпласта (в условиях низких температур или темноты, например). В условиях функциональной активности симпласт флоэмы непрерывен и доступен не только для транспортируемых углеводов и белков, но и для многих ксенобиотиков, в том числе для бактериальных и вирусных инфекций (Reihel et al., 1999).

Динамика плазмодесма и пищевого тракта

Листопадность многих растений умеренной и аридной зон и связанная с ней сезонность вегетации и фотосинтеза многократно инициировали острые дискуссии о судьбе плазмодесма и симпласта в диапаузах фотосинтеза. Установление факта редукции в темноте уже возникших стромул (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004) свидетельствует о том, что поддержание фотосинтеза — непременное условие существования плазмодесма и симпласта, его отсутствие ведет к их распаду. Данные о таком же, как фотосинтез, периодическом функционировании плазмодесма, публиковавшиеся ранее (Генкель и др., 1968; Esau, 1969), подтверждаются.

Синонимом симпласта в том понимании, которое вкладывал в этот термин Мюнх (Munch, 1930), являются проводящие элементы флоэмы. Теперь известно, что флоэма формируется как магистральная и наиболее специализированная часть вакуома, которой свойственны и наиболее специализированные формы плазмодесма. В отношении флоэмы известно, что в отличие от ксилемы эта ткань одноразовая, функционирующая всего один фотосинтетический сезон (Esau, 1969). Диапаузы фотосинтеза, так же как и подавление распределения фотосинтатов, приводят к дисфункции флоэмы, разрушению плазмодесма и распаду вакуома на домены, к остановке ростовых процессов. Новый вакуум и новый слой функциональной флоэмы как главная его составная часть возникают каждый раз заново с началом нового фотосинтетического периода. Это в равной мере справедливо для сезонности, вызванной разными причинами: периодами дефицита тепла или влажности. Отсутствие листьев, фотосинтеза и облитерация флоэмы зимой у листопадных растений умеренного климата не требуют доказательств. Менее известны факты отсутствия листьев, фотосинтеза и функционирующей флоэмы у пустынных растений в периоды отсутствия осадков. Периоды жизни листьев и флоэмы

после очередного выпадения осадков могут ограничиваться несколькими днями, а диапаузы между ними составлять несколько месяцев. Данные прежних наблюдений об одноразовости функционирования флоэмы и «симпласта» и связи их формирования с каждым новым периодом фотосинтеза и роста (Генкель и др., 1965; Esau, 1969; Курсанов, 1976) не вызывают удивления. Они вполне согласуются с вновь полученными прижизненными картинами межклеточной экспансии стромул в инициацию фотосинтеза (Kwok, Hanson, 2004; Gunning, 2005) и их редукции в ответ на подавление фотосинтеза темнотой или иными факторами (Gray et al., 2001). Обсуждаемые данные логично ложатся на концепцию функционирования вакуома в качестве подвижного пищевого тракта клеточных систем сосудистых растений. Дезинтеграция вакуома при экспериментальных нарушениях флоэмы и быстрая репарация после них — показатель ведущей роли фотосинтеза в феномене открытого роста и вегетативного размножения растений. Вакуом («симпласт») играет роль всего лишь посредника, но состояние этого посредника может контролировать и фотосинтез, и рост. Обратимость роста растений, связанная с состоянием плазмодесма и «симпласта», легко иллюстрируется возможностью выделения протопластов из клеточной системы и создания на их базе культур *in vitro*.

Вакуом и цитоскелет

Передвижение раствора фотосинтатов по плазмодесмам — процесс, подверженный цитоплазматическому контролю (Samaj et al., 2005, 2006). Структура и функционирование сети распределения фотосинтатов контролируются активностью фотосинтеза, с одной стороны, и сопротивлением цитоскелета экспансии сети в цитозоле — с другой. Зависимая от фотосинтеза и состояния цитоскелета внутри- и межклеточная подвижность сети — основа всех трансформаций клеточных систем растений, их роста, редукции и репарации (Gunning, 2005). Она может быть непрерывной от клеток фотосинтетических тканей листа до меристематических клеток точек роста (единный симпласт) или разделенной на множество симпластных доменов, сообщающихся через апопласт (Гамалей, 2004). Разобщение симпластных доменов может быть временным или постоянным.

Результатами иммунохимического анализа показано содержание актина, миозина и центрина внутри цитоплазматического кольца плазмодесма (White et al., 1994; Radford, White, 1998; Blackman et al., 1999; Blackman, Overall, 2001). Обнаружение сократительных белков в цитоплазматическом кольце стало основанием для разработки сфинктерной модели функционирования плазмодесма (Gunning, Overall, 1983; Overall, 1999; Alfonso et al., 2006), предполагающей контроль сфинктером их пропускной способности. Близость этой модели к реальной структуре плазмодесма можно считать более или менее установленной.

Показано, что блокаторы подвижности актомиозинового цитоскелета (холод, цитохалазин D, латринсулин B) подавляют функционирование сети распределения фотосинтатов, что легко констатируется по накоплению крахмала и растворимых сахаров в фотосинтезирующих клетках (Gamalei et al., 1994; Kwok, Hanson, 2003). Сравнимые последствия вызывает ингибитор АТФазы миозинового мотора (Natesan et al., 2005). Действие может быть куму-

лятивным, включающим в себя влияние цитоскелета и на подвижность эндоплазматического ретикулума внутри клетки, и на пластичность сфинктера внутри плазмодесм.

Контроль цитоскелетом функционирования плазмодесм традиционно обсуждается с позиций двух противоположных взглядов на структуру плазмодесм. На первых полученных электронных микрофотографиях растительной клетки было обнаружено, что внутри цитоплазматических нитей плазмодесм проходит трубка эндоплазматической сети (Porter, 1953), согласно новой терминологии — «струмула» (Arimura et al., 2001). При заложении плазмодесм между делящимися клетками первоначально существуют только эндоплазматические тяжи, лежащие поперек формирующейся клеточной пластинки; цитоплазматическое кольцо вокруг них образуется позже, когда формирование пластинки завершается (Pickett-Heaps, Northcote, 1966; Hepler, 1982). В дальнейшем первичность эндоплазматической трубки и вторичность цитоплазматического кольца многократно подтверждались наблюдениями над заложением плазмодесм *de novo* (так называемых вторичных плазмодесм) через уже сформированные стенки зрелых интерфазных клеток (Kollmann, Glockmann, 1991, 1999; Ding et al., 1992) и в культуре изолированных протопластов (Ehlers, Kollmann, 1996). Это явление чаще всего связано с регенерацией нарушенного флоэмного потока. Образование вторичных плазмодесм инициируется встречным или односторонним проникновением эндоплазматических тяжей через толщу клеточной стенки. Таким же образом происходит образование плазмодесм в стенках между клетками, приведенными в контакт: в регенерирующих культурах протопластов (Monzer, 1991; Ehlers, Kollmann, 1996), в срастающихся органах (Van der Shoot et al., 1995), между клетками разных видов, в том числе между клетками паразита и хозяина (Dörr, 1990), привоя и подвоя гибридов, химер (Kollmann, Glockmann, 1990; Steinberg, Kollmann, 1994). В столь разных ситуациях механизм образования плазмодесм оказался универсальным, подтверждающим, что в их развитии эндоплазматический тяж действительно выступает первичной структурой, а цитоплазматическое кольцо — вторичной.

После первого специального исследования структуры плазмодесм с помощью электронного микроскопа (Lopez-Saez et al., 1966) выяснилось, что эндоплазматическая трубка внутри плазмодесм сжата актомиозиновым сфинктером до плотного стержня, не имеющего внутреннего просвета и в связи с этим не способного, по мнению исследователей, быть транспортным каналом. В результате этих наблюдений возникла «стержневая модель» плазмодесм (с эндоплазматическим стержнем внутри). В противоположность ей несколькими годами позже была выдвинута «трубчатая модель» (Robards, 1971, 1976), согласно которой эндоплазматическая трубка («десмотрубка») является полой и выполняет роль транспортного канала для межклеточного обмена. Далее чаша весов колебалась в сторону той или другой модели в зависимости от получения изображений с плотным или полым стержнем внутри плазмодесм (Gunning, Overall, 1983; Гамалей, 1985, 1996; Glockmann, Kollmann, 1996; Waigmann et al., 1997). Соответственно в научной и учебной литературе этот вопрос трактовался неясно, с использованием весьма противоречивых и умозрительных схем. На базе этих изображений и соответствующих им моделей, казалось бы, могли обсуждаться обе возможности транспорта — по цитоплазматическому кольцу и по эндоплазматической трубке. К сожалению, оппонентами одна из моделей полностью

игнорировалась как предложенная на основе артефактных изображений.

В 1983 г. Ганнинг и Овералл (Gunning, Overall, 1983), казалось, окончательно поставили точку, вернувшись к стержневой модели, еще раз значительно модифицировав ее, но не изменив в принципе. Авторитет авторов оказался столь высоким, что ситуация была определена на полтора десятилетия: в оригинальных статьях и обзорах по плазмодесмам возможность транспорта по эндоплазматической трубке фактически не обсуждалась (Ding et al., 1992; Lucas, Wolf, 1993; Lucas et al., 1993, 1995; McLean et al., 1997; Oparka, Santa Cruz, 2000). Сторонники стержневой модели бездоказательно настаивали на артефактной природе изображений плазмодесм с полым стержнем. Публикуемые гипотетические модели транспорта белков, нуклеиновых кислот, вирусов по цитоплазматическому кольцу плазмодесм (Lucas et al., 1993, 1995; Oparka, Santa Cruz, 2000) затмили в сознании исследователей многократно и твердо установленные факты, убедительно свидетельствующие в пользу связи формирования и функционирования плазмодесм с транспортом углеводов, а не белков и вирусов. Среди них следует напомнить первичность ретикулярной трубки и вторичность цитоплазматического кольца в процессе заложения плазмодесм в клеточной пластинке в процессе цитокинеза (Hepler, 1982; Гамалей, 1997а, 1998), флоэмо-центрический градиент распределения плазмодесм в зрелых тканях растений (Van Bel, Oparka, 1995; Kragler et al., 1998; Zhu et al., 1998; Гамалей, 2004), их вторичное заложение в связи с регенерацией флоэмы (Steinberg, Kollmann, 1994), предшествующее формированию «вторичных» плазмодесм проникновение тяжей эндоплазматического ретикулума через клеточную оболочку (Kollmann, Glockmann, 1990, 1991, 1999). Увы, приходится упомянуть, что и автор трубчатой модели в более поздних обзорах (Robards, Lucas, 1990) присоединился к общепринятой точке зрения, отказавшись тем самым от собственной модели 1970-х годов. Идея межклеточного обмена по эндоплазматической сети оказалась отвергнутой, хотя изображения плазмодесм с полкой трубкой вместо стержня продолжали публиковаться (Fahn, 1994; Waigmann et al., 1997; Гамалей, 2004, и др.).

Более частая встречаемость на снимках изображений плазмодесм с плотным стержнем, чем с полкой трубкой ретикулума в центре, легко объяснима (Gamalei et al., 1996; Overall, 1999; Samaj et al., 2005). В тех случаях, когда мелкие растения фиксируются целиком, без предварительной препарации, полые трубки в центре плазмодесм встречаются чаще. В связи с этим есть основание считать образование эндоплазматического стержня вместо трубки раневой реакцией, т. е. тоже артефактом, но не фиксации, а препарации: просвет трубки закрывается и транспорт прекращается в ответ на нарушение целостности межклеточной эндоплазматической сети (Gamalei et al., 1996). К такой же интерпретации структурных конформаций плазмодесм склоняли наблюдения температурной и водной зависимости состояния эндоплазматического канала плазмодесм (Gamalei et al., 1994, 1996). Параллельные электронно-микроскопические наблюдения плазмодесм в том и другом состояниях — с просветом в трубке и без него (в равных условиях фиксации), давали основание предполагать пульсирующий характер их функционирования.

Предложенная импульсная модель их функционирования связала конформации эндоплазматического канала от закрытого стержневого к открытому трубчатому с из-

менениями функционального статуса плазмодесм (Гамалей, 1994). Модель базировалась на наблюдениях спирально уложенных вокруг эндоплазматической трубки молекул актина и радиально расходящихся от них филаментов миозина (Gamalei et al., 1994; Гамалей, 1996; Overall, 1999; Blackman, Overall, 2001). Пульсация эндоплазматического канала представлялась результатом изменений равновесия между внутренним гидростатическим давлением в нем и сопротивлением актомиозинового сфинктера расширению канала (Gamalei et al., 1994). Постулировались упругие колебания просвета эндоплазматической трубочки в виде обратимых переходов от полностью закрытого к краткому открытому состоянию, сопровождаемому везикулярным выбросом. Причина редких изображений плазмодесм с полый трубкой виделась в малой продолжительности открытого состояния. Такая модель принимала за норму оба изображения плазмодесм и она, казалось, должна была прекратить споры, удовлетворив сторонников обеих точек зрения.

Первым экспериментальным доказательством верности этой модели стали данные о локализации актина и миозина на мембранах эндоплазматической сети (Leibe, Quader, 1994). Первоначально они были получены не для плазмодесм, но экстраполированы и на их эндоплазматическую трубку. Затем результатами иммунохимического анализа было подтверждено содержание сократительных белков непосредственно в цитоплазматическом кольце плазмодесм (White et al., 1994; Radford, White, 1998; Blackman et al., 1999; Blackman, Overall, 2001). В традициях стержневой модели (Gunning, Overall, 1983; Overall, 1999) данные по актомиозиновому кольцу стали использоваться для обоснования сходной по динамике, но альтернативной по смыслу и терминологии модели, в которой открытым состоянием плазмодесм именовался расширенный вариант цитоплазматического кольца, а закрытым — суженный (McLean et al., 1997). Постоянство структуры эндоплазматического стержня по-прежнему не подвергалось сомнению (Overall, Blackman, 1996; McLean et al., 1997). На этом электронная микроскопия практически исчерпала себя в разрешении этого вопроса. В одном из обзоров той поры (Waignann et al., 1997) было отмечено, что стержневая модель (Lopes-Zaes et al., 1966) после уточнений (Gunning, Overall, 1983) оказалась общепринятой, но недоказанной, а трубчатая (Robards, 1971, 1976), обретшая динамическое истолкование (Гамалей, 1994; Gamalei et al., 1994), не принятой, но и не опровергнутой.

С 1997 г. начинается новый этап в исследованиях плазмодесм, связанный с новыми техническими возможностями. Появились работы, выполненные на конфокальном микроскопе с использованием флуоресцентных красителей на нефиксированном растительном материале (Cantrill et al., 1999, 2001; Goodwin, Cantrill, 1999; Crawford, Zambryski, 2000). Этот подход устранил вероятность артефактов фиксации или препарации и прекратил бесполезные дискуссии на тему артефактов, распространенные в кругу критиков электронной микроскопии. С результатами конфокальной флуоресцентной микроскопии связан радикальный поворот во взглядах на функционирование плазмодесм. Наблюдения за межклеточным перемещением флуоресцентных красителей подтвердили, что в случае введения метки в эндоплазматическую сеть клетки она очень быстро обнаруживается в эндоплазматической сети и ядерной оболочке соседних клеток; такая же метка, введенная в цитоплазму, остается локализованной внутри клетки (Lazzaro, Thomson, 1996; Cantrill et al., 1999; Black-

man, Overall, 2001). Спустя 30 лет после публикации первой трубчатой модели (Robards, 1971) эндоплазматический ретикулум вновь обсуждается в качестве канала межклеточного обмена углеводов (Overall, 1999; Blackman, Overall, 2001; Alfonso et al., 2006).

Важными для стремительной смены взглядов и возврата к трубчатой модели стали конфокальные и электрохимические исследования молодых представителей австралийской школы (Cantrill et al., 1999, 2001; Holdaway-Clarke et al., 2000). Результаты прямых измерений электрического сопротивления плазмодесм на материале клеточных культур подтвердили пульсирующий механизм функционирования плазмодесм: время полного цикла (перехода от закрытого состояния через открытое к закрытому вновь) при 20 °C оказалось равным 10 с, т. е. 5—6 пульсациям в 1 мин (Holdaway-Clarke et al., 2000). Подготовка к выбросу длится 8—9 с, за 1 с транспортная везикула проскакивает через плазмодесму. Подтвердилась правильность объяснения, почему открытое состояние фиксируется на электронно-микроскопических снимках значительно реже, чем закрытое. Как и ожидалось, частота пульсации оказалась температурно- и кальциевозависимой в очень широком временном диапазоне (Holdaway-Clarke et al., 2000); при температурах ниже 10 °C пульсация прекращается. После получения этих результатов специалисты той самой научной школы, на чьем авторитете многие годы держалась статичная стержневая модель плазмодесм (Gunning, Overall, 1983), все более склоняются к обсуждению противоположной трубчатой модели с импульсным транспортом (Overall, Blackman, 1996; Overall, 1999; Blackman, Overall, 2001; Alfonso et al., 2006). На X Фотосинтетическом конгрессе в Монпелье (Франция) английский биолог и инженер Джон Милбурн с помощью сконструированной им системы усилителей дал возможность услышать пульсацию потока фотосинтатов в растении всей аудитории (Milburn, 1996).

Механизм пульсации плазмодесм

Споры о стержневом или трубчатом строении эндоплазматической сети внутри плазмодесм отшумели. Их сменило понимание возможности обратимых переходов из одного структурного состояния в другое (Gamalei et al., 1994; Wright, Oparka, 1996; McLean et al., 1997; Cantrill et al., 1999). Следующим встал вопрос о механизме конформаций. В качестве наиболее вероятного источника пульсаций обсуждается актомиозиновый сфинктер, работающий в колебательном режиме (Gamalei et al., 1994). На жесткость актомиозиновых фибрилл сфинктера, противостоящую гидростатическому давлению раствора сахаров, могут влиять температура, содержание цитоплазматического Ca^{2+} , pH цитоплазмы (Quader et al., 1989; Knebel et al., 1990; Quader, Fast, 1990; Leibe, Quader, 1994).

Результаты измерений электрического сопротивления плазмодесм подтвердили, что их функционирование можно описать как пульсацию в режиме быстрого перехода от одного состояния к другому, влияние комплекса этих факторов выражается в частоте пульсации (Holdaway-Clarke et al., 2000). Изменения содержания Ca^{2+} и электрических характеристик могут быть посредниками в реакциях сокращения плазмодесм в ответ на понижение температуры. Охлаждение приводит к повышению уровня внутрицитоплазматического Ca^{2+} и сокращению актомиозиновых и центриновых фибрилл. Одновременно рез-

ко возрастает электрическое сопротивление плазмодесм. Длительность этих реакций исчисляется секундами. Находясь в противофазе к сокращению плазмодесм их электрическое сопротивление увеличивается в десятки, а иногда и в сотни раз в течение 5 с (Knight et al., 1996). Среди факторов, индуцирующих переход, отмечены низкие положительные температуры, водный дефицит, механические повреждения, изменения pH и содержания цитоплазматического кальция (Quader, Fast, 1990; Gamalei et al., 1994, 1996). Каждый из вышеперечисленных факторов может быть причиной изменения соотношения между внутренним и внешним давлением, ведущего к изменению структуры и функционального статуса плазмодесм. Например, нарушение целостности эндоплазматической сети при препарировании тканей или травмах ведет к потере внутреннего давления и переходу плазмодесм в закрытое состояние (Syutkina et al., 1996). Их закупорка — спасительная для растений раневая реакция. Но по этой причине структурные исследования временных параметров пульсации плазмодесм невозможны на фиксированном материале. После проведения опытов на отделенных листьях разного возраста установлено, что способность плазмодесм реагировать закупоркой эндоплазматической сети на нарушения ее целостности с возрастом падает (Gamalei et al., 1994). Это легко объяснимо возрастной потерей пластичности актомиозинового сфинктера, аналогичной склеротическим явлениям в сосудах животных. Сходство механизмов актомиозинового контроля за функционированием транспортных коммуникаций в тканях растений и животных кардинально меняет представления в сторону сближения принципов их надклеточной организации (Гамалей, 1997а; Baluska et al., 2004; Samaj et al., 2005, 2006).

Существует ряд косвенных показателей функциональных конформаций плазмодесм (Sauter, 1982; Orarka, Prior, 1992; Gamalei et al., 1994). Широко известно явление накопления продуктов фотосинтеза в клетках мезофилла под влиянием холода или засухи (Guy et al., 1992; Ristic, Ashworth, 1993; Gamalei et al., 1994; Sasaki et al., 1996). Параллельно наблюдаются изменения электрических характеристик и содержания свободного цитоплазматического кальция (Holdaway-Clarke et al., 2000). Подавляющее влияние холода и засухи на темп пульсации плазмодесм косвенно подтверждается фактами торможения роста в этих условиях. Возврат к функционированию при повышении температуры может быть зафиксирован по восстановлению пульсации плазмодесм и снижению содержания растворимых сахаров и крахмала в клетках мезофилла. Продолжительное закрытое состояние плазмодесм, вызванное длительным периодом холода, ведет к транспортной дисфункции и к погружению растений в состояние покоя.

В связи с пульсирующим характером функционирования представляется, что распределяемый экссудат движется через плазмодесмы порционно, в виде везикул. В зонах повышенной концентрации плазмодесм (ситовидные элементы и их спутники: Gamalei et al., 1994; лучевая паренхима: Sauter, 1982) импульсный характер транспорта через плазмодесмы отражен структурой эндоплазматической сети, которая имеет форму гирлянд или скоплений везикул. Сходную структуру имеют расширения сети внутри плазмодесменных полей флоэмы голосеменных (Glockmann, Kollmann, 1996). Принимаемая во внимание чувствительность плазмодесм к температуре и водному обеспечению, большой интерес вызывают сравнительные ис-

следования численности плазмодесм и организации их актомиозинового сфинктера у экологических групп растений и биоморф, сформировавшихся в разные геологические эпохи под влиянием резких перемен климатических условий. Среди них прежде всего у деревьев, лиан, кустарников, трав, различающихся и структурно-функциональной организацией клеточных систем, и экологическими нишами (Gamalei, 1989, 1991, 1996; Chaffey, Barlow, 2001, 2002).

Заключение

В опубликованной 10 лет назад статье «Надклеточная организация растений» (Гамалей, 1997а) была предложена модель клеточно-сетевой организации растений. Наблюдения прижизненной динамики клеточной структуры с использованием лазерной конфокальной микроскопии и видеозаписывающей техники (Köhler et al., 1997; Gray et al., 1999, 2001; Kwok, Hanson, 2003, 2004; Gunning, 2005) подтвердили перспективность ее дальнейшей проверки и доработки. Судя по ссылкам, статья (Гамалей, 1997а) была замечена главным образом западными коллегами (Samaj et al., 2005, 2006; Alfonso et al., 2006; Baluska et al., 2006). Модель и разработанная на ее основе концепция стали поводом для пересмотра этими авторами ряда положений клеточной теории. Доказательство эндосимбиотического происхождения растений материалами полного сиквенса генома цианобактерий и хлоропластов растений сыграло не менее важную роль в становлении новой парадигмы (Антонов, 2007; Пиневиц, 2007). Организация эндосимбиотических отношений, основанная на клеточно-сетевой, а не клеточной структуре тела растений, теперь представляется значительно лучше обоснованной. Исследованием последовательности событий в ходе митоза установлен примат развития эндоплазматической сетевой структуры, распределяющей фотосинтаты, в онтогенетическом развитии клеточной системы растений (Hepler, 1982; Гамалей, 1997а, 2004; Kutsuna et al., 2003). Экспериментально показано (Hortensteiner et al., 1994; Newell et al., 1998), что источником этой структуры является один из участников эндосимбиоза — несвободно живущие цианобактерии, именуемые хлоропластами.

На основе материалов электронной, флуоресцентной и прижизненной конфокальной микроскопии вскрыты механизмы взаимного контроля развития эндосимбионтов: 1) несвободно живущие цианобактерии (хлоропласты) формируют распределяющую фотосинтаты сеть; 2) ее внутри- и межклеточная подвижность, контролируемая актомиозиновым скелетом цитоплазмы, определяет параметры и форму роста клеточной системы; 3) подвижность, модификация формы и общая численность обитающих внутри сети пластид связаны обратной связью с развитием распределительной сети и контролируются уровнем концентрации фотосинтатов в ней (Гамалей, 2006; Баташева и др., 2007). Актомиозиновый механизм регуляции функционирования системы питания подтвержден экспериментальными исследованиями связи между блокадой пульсации плазмодесм и гипераккумуляцией крахмала в клетках мезофилла (Gamalei et al., 1994, 1996). Аналогичные результаты получены в ходе природных наблюдений на листьях растений термальных (холодных, жарких) и аридных пустынь (Гамалей, 2004).

Дифференцированная по континентам и широтам тенденция похолодания и иссушения климата в миоцене,

вызвав элиминацию плазмодесм, деструкцию вакуома, переход на менее эффективное апопластное распределение фотосинтатов, стала поворотным пунктом в эволюции сосудистых растений. В отличие от действительно континуального, значительно более эффективного пищевого тракта деревьев пищевой тракт трав менее экономичен: передвижение по нему связано с большими энергетическими потерями на трансдоменный перенос сахаров. Но он более свободен от подавления транспорта холодом и водным дефицитом (Гамалей, 2008б). Энергетический кризис крупных биоморф привел к их редукции, к смене на значительных территориях древесных форм на травянистые (Gamalei, 1991, 1996; Гамалей и др., 2008). Такова причина появления в миоцене многолетних трав, чей вакуум составлен из множества отдельных доменов, не объединенных плазмодесмами. Вытеснение лесных биомов (влажные тропические, широколиственные, бореальные леса) травянистыми (саваннами, прериями и пампами, степями и лугами) привело к значительному сокращению видового богатства флор. Для травянистых биомов оно на порядок ниже, чем для лесных. Процесс редукции плазмодесм и вакуома растений продолжает развиваться параллельно с усилением тенденций остывания и обезвоживания планеты.

Статья — итог многолетних исследований, размышлений и дискуссий автора по данной теме с отечественными и западными специалистами. Автор пользуется возможностью выразить им глубокую признательность. Большая часть исследований проводилась в то время, когда они соответствовали плановой тематике института и никаким дополнительным финансированием не поддерживались. Начиная с 1995 г. работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 95-04-11043, 98-04-49892, 01-04-49324, 04-04-48387 и 07-04-00834).

Список литературы

- Антонов А. С. 2007. Геносистематика растений. М.: Академкнига. 293 с.
- Баташева С. Н., Абдрахимов Ф. А., Бакирова Г. Г., Чиков В. И. 2007. Влияние нитратов, вводимых с транспирационным током воды, на транспорт ассимилятов. Физиол. раст. 54 (3) : 396—403.
- Великанов Г. А., Волобуева О. В., Белова Л. П., Гапоненко Е. М. 2005. Вакуолярный симпласт—регулируемое русло водообмена у растений. Физиол. раст. 52 : 321—326.
- Гамалей Ю. В. 1981а. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы. Ботан. журн. 66 (8) : 1081—1096.
- Гамалей Ю. В. 1981б. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы. Ботан. журн. 66 (9) : 1233—1244.
- Гамалей Ю. В. 1985. Плазмодесмы — межклеточные связи растений. Физиол. раст. 32(1) : 176—190.
- Гамалей Ю. В. 1994. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура, функции. СПб.: Наука. 80 с.
- Гамалей Ю. В. 1996. Отток фотоассимилятов в природных и экспериментальных условиях. Физиол. раст. 43 (3) : 328—343.
- Гамалей Ю. В. 1997а. Надклеточная организация растений. Физиол. раст. 44 (6) : 819—846.
- Гамалей Ю. В. 1997б. Происхождение и локализация оргanelл растений. Физиол. раст. 44 (1) : 115—137.
- Гамалей Ю. В. 1998. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений. Физиол. раст. 45 (4) : 614—631.
- Гамалей Ю. В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 422 с.
- Гамалей Ю. В. 2006. Подвижная сетевая организация пластов и митохондрий в клетках растений. Цитология. 48 (4) : 271—282.
- Гамалей Ю. В. 2008а. Клеточные системы растений. Физиол. раст. 55 (2) : 300—311.
- Гамалей Ю. В. 2008б. Травы холодных и жарких равнин. Ботан. журн. 93 (8) : 1161—1187.
- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. 2002. Электронно-микроскопические свидетельства вакуолярной природы флоэмного экссудата. Физиол. раст. 49(2) : 181—193.
- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Шереметьев С. Н. 2008. Двудольные мела, палеогена и неогена. Адаптогенез терминальной флоэмы. Журн. общей биол. 69 (3) : 220—237.
- Генкель П. А., Окнина Е. З., Баканова Л. В. 1965. Физиология состояния покоя у растений. Ботан. журн. 53 (8) : 1063—1068.
- Курсанов А. Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука. 646 с.
- Мережковский К. С. 1909. Теория двух плазм как основа симбиогенеза и нового учения о происхождении организмов. Казань. 102 с.
- Мокроносов А. Т. 1981. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука. 196 с.
- Пиневиц А. В. 2007. Микробиология. Биология прокариотов. СПб.: СПбГУ. II: 331 с.
- Пиневиц А. В., Аверина С. Г. 2002. Кислородная фототрофия. СПб.: СПбГУ. 250 с.
- Фаминцын А. С. 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. Тр. Импер. Акад. наук, физ.-мат. отд. 20 : 3—35.
- Alfonso Y. B., Cantrill L., Jackson D. 2006. Plasmodesmata: Cell-cell channels in plants. In: cell-cell channels. Eds F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. New York: Springer. 101—112.
- Arimura S.-I., Hirai A., Tsutsumi N. 2001. Numerous and highly developed tubular projections from plastids observed in tobacco epidermal cells. Plant Sci. 169 : 449—454.
- Baluska F., Volkmann D., Barlow P. W. 2004. Cell bodies in a cage. Nature. 428 : 371.
- Baluska F., Volkmann D., Barlow P. W. 2006. Cell-cell channels and their implications for cell theory. In: Cell-cell channels. Eds. F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. New York: Springer. 1—18.
- Barlow P. W., Carr D. J. 1974. Positional controls in plant development. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 487 p.
- Blackman L. M., Harper J. D. J., Overall R. L. 1999. Localization of a centrin-like protein to higher plant plasmodesmata. Eur. J. Cell Biol. 78 : 297—304.
- Blackman L. M., Overall R. L. 2001. Structure and function of plasmodesmata. Aust. J. Plant Physiol. 28 : 709—727.
- Cantrill L. C., Overall R. L., Goodwin P. B. 1999. Cell-to-cell communication via plant endomembranes. Cell Biol. Intern. 23 : 653—661.
- Cantrill L. C., Overall R. L., Goodwin P. B. 2001. Changes in symplastic permeability during adventitious shoot regeneration in tobacco thin cell layers. Planta. 211 : 188—194.
- Chaffey N. J., Barlow P. W. 2001. The cytoskeleton facilitates a three-dimensional symplasmic continuum in the long-lived ray and axial parenchyma cells of angiosperm trees. Planta. 213 : 811—823.
- Chaffey N. J., Barlow P. W. 2002. Myosin, microtubules, and microfilaments: cooperation between cytoskeletal components during cambial cell division and secondary vascular differentiation in trees. Planta. 214 : 526—536.
- Citovsky V., Zambryski P. 2000. Systemic transport of RNA in plants. Trends Plant Sci. 5 : 52—54.
- Crawford K. M., Zambryski P. C. 2000. Subcellular localization determines the availability of nontargeted proteins to plasmodesmal transport. Curr. Biol. 10 : 1032—1040.
- Ding B., Turgeon R., Parthasarathy M. V. 1992. Substructure of freeze-substituted plasmodesmata. Protoplasma. 169 : 28—41.

- Dörr I. 1990. Sieve elements in haustoria of parasitic angiosperm. In: Sieve elements. Eds. H.-D. Behnke, R. D. Sjolund. Berlin: Springer. 239—257.
- Ehlers K., Kollmann R. 1996. Formation of branched plasmodesmata in regenerating *Solanum nigrum*-protoplasts. *Planta*. 199 : 126—138.
- Engleman E. M. 1965. Sieve element of *Impatiens sultanii*. 2. Developmental aspects. *Ann. Bot.* 29 : 103—118.
- Esau K. 1968. Viruses in plant hosts. Madison: Univ. Wisconsin Press. 215 p.
- Esau K. 1969. The Phloem. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 505 p.
- Evert R. F. 1990. Dicotyledons. In: Sieve elements. Eds. H.-D. Behnke, R. D. Sjolund. Berlin: Springer. 103—130.
- Fahn A. 1994. Plant anatomy. Oxford: Pergamon Press. 560 p.
- Gamalei Yu. V. 1989. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review. *Trees*. 3 : 96—110.
- Gamalei Yu. V. 1991. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs. *Trees*. 5 : 50—64.
- Gamalei Yu. V. 1996. Comparative biology of trees and herbs. Intercellular communication. In: L'arbre. Biologie et développement. Ed. C. Edelin. Montpellier: Naturalia Monspelienis. 2 : 85—97.
- Gamalei Yu. V., Pakhomova M. V., Syutkina A. V. 1996. Regulation of assimilate translocation by plasmodesmata: effect of temperature and water stress. In: Basic and applied research in plasmodesmata biology. Ed. W. Lucas. Zichron-Yakov, Israel. 132—134.
- Gamalei Yu. V., van Bel A. J. E., Pakhomova M. V., Syutkina A. V. 1994. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration. *Planta*. 194 : 443—453.
- Geiger D. R. 1975. Phloem loading. In: Phloem transport. Eds. M. H. Zimmermann, J. A. Milburn. Berlin: Springer. 395—431.
- Giaquinta R. T. 1983. Phloem loading of sucrose. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34 : 347—387.
- Glockmann Ch., Kollmann R. 1996. Structure and development of cell connections in the phloem of *Metasequoia glyptostroboides* needles. I. Ultrastructural aspects of modified primary plasmodesmata in Strasburger cells. *Protoplasma*. 193 : 191—203.
- Golecki B., Schulz A., Thompson G. A. 1999. Translocation of structural P proteins in the phloem. *Plant Cell*. 11 : 127—140.
- Gomez G., Torres H., Pallas V. 2005. Identification of translocatable RNA-binding phloem proteins from melon, potential components of the long-distance RNA transport system. *Plant J.* 41 : 107—116.
- Goodwin P. B., Cantrill L. C. 1999. Use and limitations of fluorochromes for plasmodesmal research. In: Plasmodesmata. Structure, function, role in cell communication. Eds. A. J. E. van Bel, W. J. P. van Kesteren. Berlin: Springer. 68—84.
- Gray J. C., Hibberd J. M., Linley P. J., Uijtewaal B. 1999. GFP movement between chloroplasts. *Nature Biotech.* 17 : 1146.
- Gray J. C., Sullivan J. A., Hibberd J. M., Hansen M. R. 2001. Stromules: mobile protrusions and interconnections between plastids. *Plant Biol.* 3 : 223—233.
- Gunning B. E. S. 2005. Plastid stromules: video microscopy of their outgrowth, refraction, tensioning, anchoring, branching, bridging, and tip-shedding. *Protoplasma*. 225 : 33—42.
- Gunning B. E. S., Overall R. L. 1983. Plasmodesmata and cell-to-cell transport in plants. *Bioscience*. 33 : 260—265.
- Guy Ch., Huber J. L. A., Huber S. C. 1992. Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature. *Plant Physiol.* 100 : 502—508.
- Haberlandt G. 1888. Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. *Flora*. 71 : 291—308.
- Heinlein M. 2006. TMV movement protein targets cell-cell channels in plants and prokaryotes: possible roles of tubulin- and FtsZ-based cytoskeletons. In: Cell-cell channels. Eds. F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. New York: Springer. 148—160.
- Heinlein M., Epel B. L. 2004. Macromolecular transport and signaling through plasmodesmata. *Int. Rev. Cytol.* 235 : 93—164.
- Hepler P. K. 1982. Endoplasmic reticulum in the formation of the cell plate and plasmodesmata. *Protoplasma*. 111 : 121—133.
- Holdaway-Clarke T. L., Walker N. A., Hepler P. K., Overall R. L. 2000. Physiological elevations in cytoplasmic free calcium by cold or ion injection result in transient closure of higher plant plasmodesmata. *Planta*. 210 : 329—335.
- Hortensteiner S., Martinoia E., Amrhein N. 1992. Reappearance of hydrolytic activities and tonoplast proteins in the regenerated vacuole of evacuated protoplasts. *Planta*. 187 : 113—121.
- Hortensteiner S., Martinoia E., Amrhein N. 1994. Factors affecting the re-formation of vacuoles in evacuated protoplasts and the expression of the two vacuolar proton pumps. *Planta*. 192 : 395—403.
- Keeling P. 2004. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *Amer. J. Bot.* 91 : 1481—1493.
- Kim I., Cho E., Crawford K., Hempel F. D., Sha K. 2005. Cell-to-cell movement of GFP during embryogenesis and early seedling development in *Arabidopsis*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 102 : 2227—2231.
- Kim M., Canio W., Kessler S., Crawford K., Zambryski P. C. 2001. Developmental changes due to long-distance movement of a homeobox fusion transcript in tomato. *Science*. 293 : 287—289.
- Knebel W., Quader H., Schnepf E. 1990. Mobile and immobile endoplasmic reticulum in onion bulb epidermis cells: short and long-term observations with a confocal laser scanning microscope. *Eur. J. Cell Biol.* 52 : 328—340.
- Knight H., Trewavas A. J., Knight M. R. 1996. Cold and calcium signaling in *Arabidopsis* involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation. *Plant Cell*. 8 : 489—503.
- Köhler R. H., Cao J., Zipfel W. R., Webb W. W., Hanson M. R. 1997. Exchange of protein molecules through connections between higher plant plastids. *Science*. 276 : 2039—2042.
- Köhler R. H., Schwille P., Webb W. W., Hanson M. R. 2000. Active protein transport through plastid tubules: velocity quantified by fluorescence correlation spectroscopy. *J. Cell Sci.* 113 : 3921—3930.
- Kollmann R., Glockmann Ch. 1990. Sieve elements in graft unions. In: Sieve elements. Eds. H.-D. Behnke, R. D. Sjolund. Berlin: Springer. 219—239.
- Kollmann R., Glockmann Ch. 1991. Studies on graft union. III. On the mechanism of secondary formation of plasmodesmata at the graft interface. *Protoplasma*. 165 : 71—85.
- Kollmann R., Glockmann Ch. 1999. Multimorphology and nomenclature of plasmodesmata in higher plants. In: Plasmodesmata. Structure, function, role in cell communication. Eds. A. J. E. van Bel, W. J. P. van Kesteren. Berlin: Springer. 149—173.
- Kragler F., Lucas W. J., Monzer J. 1998. Plasmodesmata: dynamics, domains and patterning. *Ann. Bot.* 81 : 1—10.
- Kuhn C., Franceschi V. P., Schulz A., Lemoine R., Frommer W.-B. 1997. Macro-molecular trafficking indicated by localization and turnover of sucrose transporters in enucleate sieve elements. *Science*. 275 : 1298—1300.
- Kutsuna N., Kumagai F., Sato M. H., Hasezawa S. 2003. Three-dimensional reconstruction of tubular structure of vacuolar membrane throughout mitosis in living tobacco cells. *Plant Cell Physiol.* 44 : 1045—1054.
- Kwok E., Hanson M. R. 2003. Microfilaments and microtubules control the morphology and movement of non-green plastids and stromules in *Nicotiana tabacum*. *Plant J.* 35 : 16—26.
- Kwok E., Hanson M. R. 2004. Plastids and stromules interact with the nucleus and cell membrane in vascular plants. *Plant Cell Rep.* 23 : 188—195.
- Lamoureaux C. H. 1975. Phloem tissue in Angiosperms and Gymnosperms. In: Phloem Transport. Eds. S. Aronoff et al. New York: Plenum Press. 1—21.
- Lazzaro M. D., Thomson W. W. 1996. The vacuolar-tubular continuum in living trichomes of crickpea (*Cicer arietinum*) provides a rapid means of solute delivery from base to tip. *Protoplasma*. 193 : 181—190.
- Leibe S., Quader H. 1994. Myosin in onion (*Allium sepa*) bulb scale epidermal cells: involvement in dynamics of organelles and endoplasmic reticulum. *Physiol. Plant.* 90 : 114—124.

- Leigh R. A. 1984. The role of the vacuole in the accumulation and mobilization of sucrose. *Plant Growth Regul.* 2 : 339—346.
- Leigh R. A. 1997. The solute composition of vacuoles. *Adv. Bot. Res.* 25 : 171—194.
- Lopez-Saez J. F., Gimenez-Martin G., Risueno M. C. 1966. Fine structure of the plasmodesm. *Protoplasma.* 61 : 81—84.
- Lucas W. J., Bouche-Pillon S., Jackson D. P., Lee J.-Y. 1995. Selective trafficking of KNOTTED 1 homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata. *Science.* 270 : 1980—1983.
- Lucas W. J., Ding B., Van der Schoot Ch. 1993. Plasmodesmata and the supracellular nature of plants. *New Phytol.* 125 : 435—476.
- Lucas W. J., Wolf S. 1993. Plasmodesmata: the intercellular organelles of green plants. *Trends Cell Biol.* 3 : 308—315.
- Margulis L. 2004. Serial endosymbiotic theory (SET) and composite individuality. Transition from bacterial to eukaryotic genomes. *Microbiol. Today.* 31 : 172—174.
- McLean B. G., Hempel F. D., Zambryski P. C. 1997. Plant intercellular communication via plasmodesmata. *Plant Cell.* 9 : 1043—1054.
- McLean B. G., Whatley J. M., Juniper B. E. 1988. Continuity of chloroplast and endoplasmic reticulum membranes in *Chara* and *Equisetum*. *New Phytol.* 109 : 51—65.
- McLean B. G., Zupan J., Zambryski P. C. 1995. Tobacco mosaic virus movement protein associates with the cytoskeleton in tobacco cells. *Plant Cell.* 7 : 2101—2114.
- Milburn J. A. 1996. Sap ascent in vascular plants: challengers to the cohesion theory ignore the significance of immature xylem and the recycling of Munch water. *Ann. Bot.* 78 : 399—407.
- Monzer J. 1991. Ultrastructure of secondary plasmodesmata formation in regenerating *Solanum nigrum*-protoplast cultures. *Protoplasma.* 165 : 86—95.
- Munch E. 1930. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena: Fischer. 234 S.
- Natesan S. K. A., Sullivan J. A., Gray J. C. 2005. Stromules: a characteristic cell-specific feature of plastid morphology. *J. Exp. Bot.* 56 : 787—797.
- Newell J. M., Leigh R. A., Hall J. L. 1998. Vacuole development in cultured evacuated oat mesophyll protoplasts. *J. Exp. Bot.* 49 : 817—827.
- Oparka K. J., Prior D. A. M. 1992. Direct evidence for pressure-generated closure of plasmodesmata. *Plant J.* 2 : 741—750.
- Oparka K. J., Santa Cruz S. 2000. The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51 : 323—347.
- Oparka K. J., Turgeon R. 1999. Sieve elements and companion cells — traffic control centers of the phloem. *Plant Cell.* 11 : 739—750.
- Overall R. L. 1999. Substructure of plasmodesmata. In: *Plasmodesmata. Structure, function, role in cell communication.* Eds. A. J. E. van Bel, W. J. P. van Kesteren. Berlin: Springer. 130—148.
- Overall R. L., Blackman L. M. 1996. A model of the macromolecular structure of plasmodesmata. *Trends Plant Sci.* 1 : 307—311.
- Parthasarathy M. V. 1975. Sieve-element structure. In: *Transport in plants. Encyclopedia of plant physiology. New Series.* Berlin: Springer. 1. Phloem Transport. Eds. M. H. Zimmermann, J. A. Milburn. 3—38.
- Pickett-Heaps J. D., Northcote D. H. 1966. Organization of microtubules and endoplasmic reticulum during mitosis and cytokinesis in wheat meristems. *J. Cell Sci.* 1 : 109—120.
- Porter K. R. 1953. Observations on a submicroscopic basophilic component of the cytoplasm. *J. Exp. Med.* 97 : 727—750.
- Quader H., Fast H. 1990. Influence of cytosolic pH changes on the organisation of the endoplasmic reticulum in epidermal cells of onion bulb scales: acidification by loading with weak organic acids. *Protoplasma.* 157 : 216—224.
- Quader H., Hofmann A., Schnepf E. 1989. Reorganization of the endoplasmic reticulum in epidermal cells of onion bulb scales after cold stress: involvement of cytoskeletal elements. *Planta.* 177 : 273—280.
- Radford J. E., White R. G. 1998. Localization of a myosin-like protein to plasmodesmata. *Plant J.* 14 : 743—750.
- Reihel C., Mas P., Beachy R. N. 1999. The role of the ER and cytoskeleton in plant viral trafficking. *Trends Plant Sci.* 4 : 458—462.
- Ristic Z., Ashworth E. N. 1993. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arobidopsis thaliana* L. during rapid cold acclimation. *Protoplasma.* 172 : 111—123.
- Robards A. W. 1971. The ultrastructure of plasmodesmata. *Protoplasma.* 72 : 315—323.
- Robards A. W. 1976. Plasmodesmata in higher plants. *Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata.* Eds. B. E. S. Gunning, A. W. Robards. Berlin: Springer. 15—53.
- Robards A. W., Lucas W. J. 1990. Plasmodesmata. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41 : 369—419.
- Ryan C. A., Pearce G. 1998. Systemin: a polypeptide signal for plant defensive genes. *Annu. Rev. Cell Develop. Biol.* 14 : 1—17.
- Samaj J., Chaffey N., Tirlapur U., Jasik J., Hlavacka A., Cui Z. F., Volkmann D., Menzel D., Baluska F. 2006. Actin and Myosin VIII in plant cell-cell channels. In: *Cell-cell channels.* Eds. F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. New York: Springer. 119—134.
- Samaj J., Read N. D., Volkmann D., Menzel D., Baluska F. 2005. The endocytic network in plants. *Trends Cell Biol.* 15 : 425—433.
- Sasaki H., Ichimara K., Oda M. 1996. Changes in sugar content during cold acclimation and deacclimation of cabbage seedlings. *Ann. Bot.* 78 : 365—369.
- Sauter J. J. 1982. Transport in markstrahlen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 95 : 593—618.
- Schulz A. 1997. Phloem. Structure related to function. *Prog. Bot.* 59 : 429—475.
- Steinberg G., Kollmann R. 1994. A quantitative analysis of the interspecific plasmodesmata in the non-division walls of the plant chimera *Luburnocytisus adamii* (Poit) Schneid. *Planta.* 192 : 75—83.
- Strasburger E. 1882. Über den Bau and das Washstum der Zellhäute. Jena: Fischer.
- Strasburger E. 1901. Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. *Jb. wiss. Bot.* 36 : 493—610.
- Syutkina A. V., Pakhomova M. V., Gamalei Yu. V. 1996. Preparatory and functional changes in plasmodesmata structure. In: *Basic and applied research in plasmodesmata biology.* Eds. W. Lucas et al. Zichron-Yakov, Israel. 1 : 196—201.
- Tangl E. 1879. Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. *Ib. wiss. Bot.* 12 : 170—190.
- Thomson W. W., Whatley J. M. 1980. Development of non-green plastids. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31 : 375—394.
- Van Bel A. J. E. 2006. Sieve-pore plugging mechanisms. In: *Cell-cell channels.* Eds. F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. New York: Springer. 113—118.
- Van Bel A. J. E., Knoblauch M. 2000. Sieve element and companion cell: the story of the comatose patient and the hyperactive nurse. *Austr. J. Plant Physiol.* 27 (6) : 477—487.
- Van Bel A. J. E., Oparka K. 1995. On the validity of plasmodesmograms. *Bot. Acta.* 108 : 174—182.
- Van der Heijden G. M. F., Phillips O. L. 2008. What controls liana success in neotropical forests? *Global Ecol. Biogeogr.* 17 : 372—383.
- Van der Schoot Ch., Dietrich M. A., Storms M., Verbeke J. A., Lucas W. J. 1995. Establishment of a cell-to-cell communication pathway between separate carpels during gynoecium development. *Planta.* 195 : 450—455.
- Vance J. E. 1990. Newly made phosphatidylserine and phosphatidylethanolamine are preferentially translocated between rat liver mitochondria and endoplasmic reticulum. *J. Biol. Chem.* 266 : 89—97.
- Wagmann E., Turner A., Peart J., Roberts K., Zambryski P. 1997. Ultrastructural analysis of leaf trichome plasmodesmata reveals major differences from mesophyll plasmodesmata. *Planta.* 203 : 75—84.

Whatley J. M. 1992. Membranes and plastid origins. In: Origin of plastids. Ed. R. A. Lewin. New York: Chapman & Hall. 78—103.

White R. G., Badelt K., Overall R. L., Vesik M. 1994. Actin associated with plasmodesmata. *Protoplasma*. 180 : 169—184.

Wildman S. G., Hongladarom T., Honda S. I. 1962. Chloroplasts and mitochondria in living plant cells: cinephotomicrographic studies. *Science*. 138 : 434—436.

Wright K. M., Oparka K. J. 1996. The fluorescent probe HPTS as a phloem-mobile, symplastic tracer: an evaluation using confocal laser scanning microscopy. *J. Exp. Bot.* 47 : 439—445.

Yoo B. C., Kragler F., Varkonyi-Gasic E., Lee J. Y., Lucas W. J. 2004. A systemic small RNA signaling system in plants. *Plant Cell*. 16 : 1979—2000.

Zambryski P. 2004. Cell-to-cell transport of proteins and fluorescent tracers via plasmodesmata during plant development. *J. Cell Biol.* 164 : 165—168.

Zhu T., Lucas W. J., Rost T. L. 1998. Directional cell-to-cell communication in the *Arabidopsis* root apical meristem. I. An ultrastructural and functional analysis. *Protoplasma*. 203 : 35—47.

Поступила 15 XI 2008

THE NATURE OF THE TROPHIC TRACT IN VASCULAR PLANTS

Yu. V. Gamalei

V. L. Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg; e-mail: ygamalei@mail.ru

Modern data about the origin, structure and functions of plant plasmodesmata and «symplast» are reviewed. Etymology of «symplast» means the continuity of cell protoplasts in a plant body. Originally this term signified the continuity of sieve tubes only as a system of photosynthate transport and distribution. Content of their cavities seemed to be identical to cytoplasm. Later, the idea was shown to be a mistake. Sieve tube content is identical to vacuolar exudates. It has been shown that the plasmodesmata, vacuome of parenchyma and sieve tubes of phloem arised during prokaryote/eukaryote endosymbiogenesis as a transport network for photosynthate distribution. They continued to be the same during all the time of evolution of vascular plants. Functional role of the apoplast is similar when symplastic transport is blocked and apoplast becomes the compensatory channel. Both, the symplast and the apoplast, are continual in plant cell systems in contrast to cytoplasm whose continuity is secondary and has no serious significance as transport communication. It is not accorded with the phenomena of cell and tissue differentiation and cannot be accepted without additional evidences. The concept of plant symplast as a cytoplasm continuum could be reviewed under the influence of new facts.

Key words: symplast, apoplast, vacuome, chloroplast, stromule, endoplasmic reticulum, transport, photosynthate export, vascular plants.