

СТРУКТУРЫ ПИЩЕВОГО ТРАКТА РАСТЕНИЙ: СТРОМУЛЫ ПЛАСТИД И ПЛАЗМОДЕСМЫ КЛЕТОЧНОЙ ОБОЛОЧКИ

© Ю. В. Гамалей

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

Специфичные для растительной клетки структуры — стромулы пластид и плазмодесмы клеточной оболочки — открыты с разницей в полтора столетия: стромулы — в начале XXI, плазмодесмы — в конце XIX в. Первые являются внутриклеточными, вторые — межклеточными фрагментами эндоплазматической сети, распределяющей продукты фотосинтеза в теле растений. Обсуждаются методы и история обнаружения, структурное сходство и различия, последовательность функциональных интерпретаций. Происхождением обе структуры обязаны фотосинтезу и экспорту фотосинтатов. Стромулы и плазмодесмы сходны по своей трубчатой структуре и транспортной функции. Импульсная подвижность обеих органелл контролируется актомиозиновым цитоскелетом, температурный диапазон их образования и функционирования одинаков. Фотосинтез возможен при температуре 0 °С и ниже, однако структуры экспортной сети — стромулы и плазмодесмы — при температуре до 10 °С не образуются; выше 20 °С численность и тех, и других резко возрастает в связи с ростом пластичности цитоскелета. Обосновывается представление о структурно-функциональной непрерывности трубчатых каналов стромул и плазмодесм и их общей подвижности, связанной с выполнением роли углеводного пищевого тракта растений.

Ключевые слова: эндоплазматическая сеть, стромулы, плазмодесмы, цитоскелет, фотосинтез, экспорт фотосинтатов, пищевой тракт растений, жизненные формы растений.

Методы и история обнаружения

В 1879 г. профессор Кёнигсбергского университета Э. Тангль (Tangl, 1879), используя методы прижизненно-го окрашивания цитоплазмы реактивами JKJ и ClZnJ, обнаружил «цитоплазматические нити, связывающие протопласты соседних клеток». Аналогичные результаты были получены московским профессором И. Н. Горожанкиным на эмбриологическом материале. Его наблюдения менее известны, поскольку он не торопился с публикацией своих результатов на европейских языках. Несколькими годами позже Э. Штрасбургер (Strasburger, 1882) показал цитоплазматические нити между протопластами соседних клеток методом плазмолиза и дал им название «Plasmodesmen» (Strasburger, 1901), прочно вошедшее в цитологическую литературу. Роль плазмодесм как межклеточных транспортных коммуникаций была понята сразу и широко обсуждалась. Сравнительные исследования разных тканей показали, что плазмодесмы практически повсеместны в теле растений, но в количественном отношении распределены неравномерно (Haberlandt, 1924). Флюэоцентрический градиент их распределения ясно указывал на участие в транспорте фотосинтатов по телу растения (Esau, 1969; Гамалей, 2004).

Логично было бы начинать описание и обсуждение экспортного пути фотосинтатов не с плазмодесм, а со «стромул» пластид, но они были открыты и описаны почти на 150 лет позже, с появлением и внедрением в цитологическую практику конфокальной лазерной микроско-

пии и трансгенных флуоресцентных белков-красителей (Köhler et al., 1997a, 1997b). Густая сеть нитей, исходящих от пластидной оболочки, была обнаружена и описана как сеть «стромул» (Köhler, Hanson, 2000; Gray et al., 2001). Авторы, предложившие этот термин, полагали, что открыта новая, не известная ранее цитологам растений структура. Они описали ее как нитевидные выросты пластид, ограниченные, как и сами пластиды, двухмембранной оболочкой и заполненные стромой. По их мнению, все пластиды в клетке (а возможно, и в целом растении, поскольку «стромулы» проникают через плазмодесмы) объединены ими в общий фотосинтезирующий «монстр». По-видимому, авторов несколько не смутила парадоксальность такой интерпретации. Никаких строгих доказательств ни двойной оболочки, ни наполнения «стромул» пластидной стромой, ни сетевой структуры пластид на тот момент представлено не было. Это были наиболее простые и казавшиеся логичными интерпретации данных абсолютно нового метода наблюдений. Та же группа авторов сообщала, что нити объединяют не только пластиды, но и митохондрии в единую внутриклеточную сеть (Gray et al., 1999, 2001), что выглядело правдоподобно, но абсолютно не сочеталось с наличием в этих нитях стромы. Конфокальная микроскопия не дает достаточного разрешения для возможности наблюдения двухмембранной оболочки, поэтому среди исследователей нашлись скептики, усомнившиеся и в наличии двойной оболочки, и в наполнении «стромул» стромой (см.: Гамалей, 2006; Великанов, 2009; Schattat, Klösgen, 2011).

Нитевидные выросты, возникающие аналогичным образом на базе оболочки других органелл, тоже были найдены и описаны как новые (не наблюдавшиеся другими методами) структуры: «матрикулы» митохондрий, «пероксины» пероксисом (Mathur et al., 2012). Авторов конфокальных наблюдений прижизненных структур должен был насторожить тот факт, что мембранных структур клетки, не обнаруживаемых методами электронной микроскопии, в принципе быть не должно (четырёхокись осмия и цитрат свинца — контрастеры, специфичные для мембран). Не показала им странной и поверхностная аналогия между столь разными по происхождению и структуре оболочки компонентами клетки, как пластиды, митохондрии и пероксисомы.

Некоторые уточнения в дальнейшем все-таки последовали. Ни нуклеоидов, ни рибосом, свойственных стромам пластид и матриксу митохондрий, в нитевидных выростах не оказалось (Newell et al., 2012). Двухмембранность оболочки при более тщательных исследованиях подвергнута сомнению (Schattat, Klösgen, 2011). От представленной об обязательном объединении нитевидными выростами оболочки всех пластид и митохондрий клетки пришлось отказаться (Schattat et al., 2012). Первоначальная интерпретация структуры и функционального статуса «новых структур», по мнению более осторожных авторов, оказалась не слишком удачной. Но новые термины уже успели прижиться. Инициатива их замены более точными под давлением новых фактов, казалось бы, должна была исходить от тех же авторов, которые их предложили, но пока этого не произошло (Hanson, Sattarzadeh, 2008, 2011). Виной столь запутанной ситуации стала непригодность использования терминологии, созданной на материале электронно-микроскопических наблюдений структур фиксированной клетки, для описания динамичной картины, наблюдаемой в конфокальный микроскоп. Перейти от фиксированных к прижизненным наблюдениям новая техника позволяла, а вот с их интерпретацией на первых порах вышел конфуз.

Альтернативная модель интерпретации «стромул» и «матрикул» базировалась на представлениях о высокой подвижности межклеточной эндоплазматической сети растений и локализации пластид и митохондрий внутри нее (Гамалей, 1997а, 1997б, 2006, 2009). Эти представления логически вытекают из гипотезы симбиогенетического происхождения растений (Фаминцын, 1907; Margulis, 1981), согласно которой монополюсами фотосинтеза являются цианобактерии (цианеи), растения выполняют только роль их носителей (Пиневиц, Аверина, 2002). Инвазия цианей принесла с собой в тело эукариотных растений не только фотосинтез, но и эндоцитозную мембранную камеру, развернувшуюся по мере накопления фотосинтатов, воды и осмотического давления в эндоплазматическую сеть для межклеточного распределения фотосинтатов (Гамалей, 2004). Увеличение популяции цианей внутри сети и ее рост сопровождаются делением клеток и распределением фотосинтатов вдоль клеточной цепи с образованием трубчатых плазмодесм в местах пересечения структурами эндоплазматической сети клеточных оболочек (рис. 1). Двигаясь из клетки в клетку под напором фотосинтатов и сливаясь, потоки эндоплазматических сетей образуют каналы магистрального транспорта фотосинтатов — ситовидные трубки флоэмы. Их ситовидные поля и пластинки во флоэме — производные плазмодесм. Обязательность фотосинтеза для формирования «стромул» пластид, эндоплазматической сети,

плазмодесм и ситовидных трубок подтверждается тем, что у растений сезонного климата все эти структуры элиминируются в диапаузах фотосинтеза и формируются вновь на каждой очередной достаточно продолжительной вспышке фотосинтетической активности (Гамалей, 2004).

Как и патогенные бактерии, внедряясь в клетку, цианобактерии оказываются в эндосомах, ограниченных плазматической мембраной хозяина. Дальнейшее их развитие связано с расширением буферной зоны контакта, сами цианобактерии постоянно остаются внутри эндоплазматической сети, которая преобразуется в систему распределения фотосинтатов (Гамалей, 1994, 2009). Внутриклеточная подвижность эндоплазматической сети, обнаруживаемая методами прижизненных наблюдений, — результат сократительной активности актомиозинового цитоскелета. Температурная зависимость этой подвижности и распределения фотосинтатов полностью соответствует данным о температурной пластичности цитоскелета (Holzinger et al., 2007а; Griffing, 2010).

Первые сведения о локализации пластид внутри изолированного от цитоплазмы мембранного компартмента публиковались еще в XIX в. по материалам световой прижизненной микроскопии (Haberlandt, 1888; Senn, 1908; Guilliermond, 1934). Аналогичные результаты были получены методами темнопольной и фазово-контрастной микроскопии (Wildman et al., 1962; Wildman, 1967). Описания эндоплазматического ретикулума, как и сам этот термин, относятся к более позднему периоду освоения цитологами трансмиссионной электронной микроскопии (Palade, 1956; Porter, 1961). Естественно, наблюдения ультратонких срезов мертвого (фиксированного четырёхокисью осмия) материала не давали возможности составить представление о прижизненной структуре и степени динамичности этой мембранной сети. Частично эти недостатки компенсировались методами 3D-реконструкций по серийным срезам (Atkinson et al., 1974; Гамалей, Пахомова, 1981; Gunning, Steer, 1994). По причине трудоемкости массовыми они быть не могли. Наиболее проникающие интерпретаторы электронно-микроскопических снимков предполагали локализацию пластид и митохондрий в эндоплазматической сети растительной клетки и публиковали свидетельства в пользу этой версии (McLean et al., 1988; Whatley, 1992; Гамалей, 1997а, 1997б). Но к их наблюдениям тогда относились с большой осторожностью.

Перелом во взглядах произошел с появлением методов прижизненной видеомикроскопии в сочетании с использованием трансгенных флуоресцентных белков-красителей. По сравнению с методами электронной микроскопии новизна состояла в возврате к прижизненным наблюдениям. В каком-то смысле это было реставрацией тех же научных подходов, которые господствовали в эпоху, предшествовавшую развитию электронной микроскопии, но на гораздо более высоком техническом уровне. Особенно полезными оказались прижизненные видеофильмы в реальном масштабе времени (Gunning, 2005, 2007; Schattat et al., 2011а). Результат не замедлил сказаться: была подтверждена и локализация пластид внутри эндоплазматической сети, и высокая подвижность самой сети в клетке, контролируемая сократительной активностью актомиозинового цитоскелета. Забытые на 100 с лишним лет рисунки первых оптических исследователей прижизненной структуры теперь воспроизводятся вновь в обзорных статьях по «стромулам» пластид (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004а), но интерпретируются по-новому с

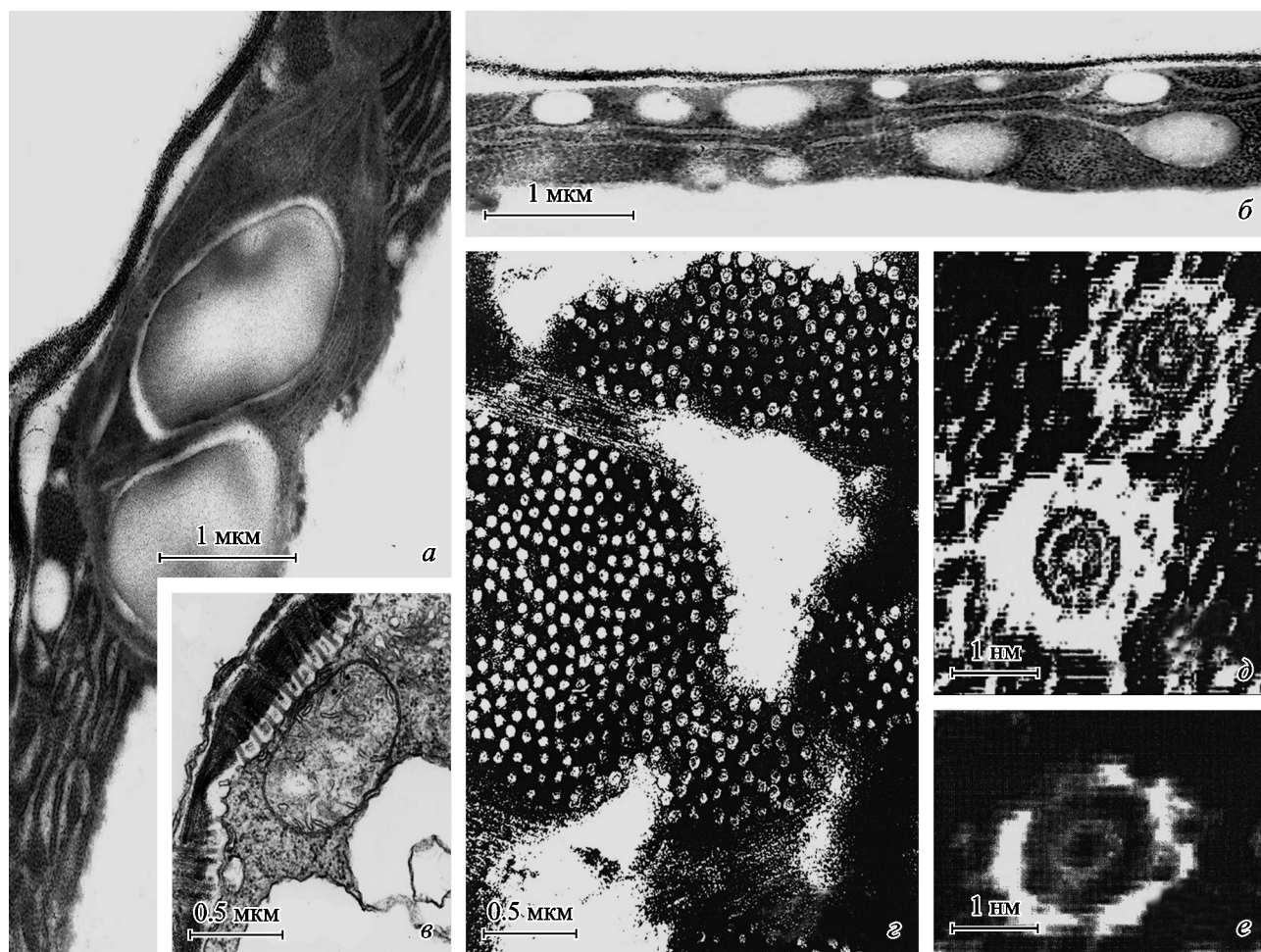


Рис. 1. Транспортные каналы эндоплазматической сети растений.

a, б — «стромулы», генерируемые пластидами по мере синтеза и накопления продуктов фотосинтеза; *в—е* — скопления плазмодесм, массово возникающих при пересечении «стромулами» клеточной оболочки. Трансмиссионная электронная микроскопия, продольные и поперечные срезы транспортных каналов (ткани листа *Fraxinus ornus* L. и *Cucurbita pepo* L.).

целью адаптации к уже устоявшейся интерпретации «стромул» в качестве нитевидных структур, связующих пластиды в пластидную сеть (Hanson, Sattarzadeh, 2008, 2011). Терминологии, созданные на основании наблюдений фиксированных и прижизненных препаратов, действительно оказываются несовместимыми. Ситуация осложняется и опять заходит в тупик.

Наконец, возникает принципиальный прорыв: окраска двумя трансгенными флуоресцентными белками, специфичными для «стромул» пластид (зеленый) и для эндоплазматической сети клетки (красный) показывает полную пространственную идентичность обеих окрашиваемых в разные цвета структур. Их внутриклеточная топография и даже динамика абсолютно одинаковы (Schattat et al., 2011b, 2012). Казалось бы, гипотеза тождественности стромул пластид элементам эндоплазматической сети должна торжествовать. Но переломить сложившуюся догму уже не просто. Червь сомнений остается: может быть, все-таки «стромулы и эндоплазматическая сеть только структурно одинаковы, но функционально различны и существуют независимо друг от друга?» (Schattat et al., 2011a). Потому, что они описаны на основании наблюдений прижизненных и фиксированных объектов разными методами? Или потому, что это связано с отказом от при-

оритета обнаружения «стромул» и «матрикул»? Так или иначе, разрешение загадки отодвигается, несмотря даже на то что появляются доказательства связи образования сети «стромул» с распределением фотосинтатов: показано, что образование «стромул» может быть инициировано или усилено введением в апопласт листа экзогенных первичных сахаров (Schattat, Klösgen, 2011). И хотя гипотеза экспортной функции эндоплазматической сети в целом и «стромул» пластид в качестве ее исходных фрагментов в частности представляется единственной в данной ситуации непротиворечивой, ее принятие исследователями, не имеющими опыта электронной микроскопии, отодвигается на неопределенное время.

Структура

Элементы эндомембранной системы имеют трубчатую либо уплощенную (цистернальную) форму. Диаметр трубок растет в направлении от терминальных к магистральным ее участкам. Истоковой структурой для всех элементов считается внешняя мембрана хлоропластной оболочки (Гамалей, 1994; Newell et al., 1998). Электронная микроскопия позволяет наблюдать радиально расхо-

двоящиеся от нее трубчатые каналы эндоплазматического ретикулума (рис. 1). При использовании конфокальной микроскопии и трансгенных флуоресцентных белков в качестве красителей истокость пластидной оболочки для стромул, интерпретируемых как «нитевидные выросты пластид», визуализируется еще очевидней (Köhler et al., 1997; Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004a; Hanson, Sattarzadeh, 2008; Schattat et al., 2011a, 2011b). Диаметр трубок варьирует в широком диапазоне — от 50 до 850 нм (0.05—0.85 мкм), что вполне соответствует разнообразию данных по диаметру трубок или ширине цистерн эндоплазматического ретикулума, наблюдаемого методами трансмиссионной электронной микроскопии (Гамалей, 1994; Staehelin, 1997; Griffing, 2010). Протяженность трубок от внешней мембраны пластидной оболочки прослеживается на значительные расстояния: от 10 мкм (диаметр 1 клетки) до 400 мкм (цепь из 10—15 последовательных клеток). В последнем случае устанавливается факт их проникновения через клеточные оболочки с образованием плазмодесм (Arimura et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004b). Трубки способны ветвиться, углы ветвления специфичны для клеток разной формы (Schattat et al., 2011a). Похоже на то, что они контролируются цитоскелетом и повторяют форму клеток. Каждая точка роста «стромул» имеет каплевидную вершину (рис. 1). Скорость роста трубок — в среднем около 1 мкм/с, но она очень непостоянна. Диапазон ее варьирования — от 0.2 до 1.5 мкм/с (Gunning, 2005; Schattat et al., 2011a). Наблюдаемый импульсный характер распространения стромул в цитозоле, возможно, объясняется преодолением сопротивления цитоскелета в ходе их роста. Такую же подвижность и в таком же пульсирующем темпе демонстрирует и вся эндоплазматическая сеть (Schattat et al., 2011a).

Структура плазмодесм аналогична (рис. 1). Образование обоих известных типов плазмодесм — «первичных» в делящихся клетках и «вторичных» в интерфазных, закончивших деления, — начинается с ретикулярной трубки, пересекающей плоскость формирования клеточной пластинки или проникающей прободением через уже сформированную оболочку. В обоих случаях ретикулярная трубка («десмотрубка») первична. Цитоплазматическое кольцо образуется как вторичное образование: неизбежное следствие проникновения ретикулярной трубки через стенку. Диаметр трубки внутри плазмодесм — 20—30 нм, вместе с окружающим ее цитоплазматическим кольцом — 50—60 нм (рис. 1). Внутри цитоплазматического кольца обнаружен актомиозиновый сфинктер, состоящий из фибрилл актина, прикрепленных к эндоплазматической трубке, и моторного миозина, закоренного на плазмалемме (White, Barton, 2011). Скорость перемещения трубки внутри кольца тоже непостоянна. Импульсный характер ее перемещения внутри плазмодесм (периодические сокращения просвета трубки, рис. 1) еще более очевиден, чем импульсный рост стромул. Исследователи описывают функционирование плазмодесм как порционную пульсацию ретикулума в темпе 5—6 сокращений в 1 мин (Holdaway-Clarke et al., 2000). Прохождение ретикулума через плазмодесмы редко является ламинарным течением с постоянной скоростью, чаще — пульсирующей везикулярной секрецией. Как и стромулы пластид, плазмодесмы могут ветвиться в толще оболочки (рис. 1). Первичной структурой, инициирующей кустовую модификацию плазмодесм, тоже является эндоплазматический ретикулум. Ветвление ретикулума обычно начинается еще в периферической цитоплазме. Далее расходящиеся

ветви становятся «запечатанными» внутри клеточной оболочки по мере отложения новых ее слоев. Как и в случае со стромулами, ветвления плазмодесм могут быть многократными (до 3—4 порядков с образованием кустовой структуры), симметричными (двухсторонними относительно срединной пластинки) или асимметричными (в одном направлении относительно нее). В контакте с плазмодесмами полисахариды клеточной стенки могут окисляться с образованием каллозных чехлов вокруг цитоплазматического кольца. Трансформация полисахаров оболочки в каллозу — результат окисления активными формами кислорода (Fitzgibbon et al., 2010). При нарушениях целостности каналов эндоплазматической сети отложения каллозы блокируют функционирование плазмодесм в клетках, а в ситовидных трубках флоэмы — больших по диаметру, но гомологичных отверстиям ситовидных пластинок.

Раскрытие тонких деталей структуры плазмодесм — это достижение методов электронной микроскопии. Конфокальная микроскопия в сочетании с использованием трансгенных красителей тоже внесла свой вклад в понимание динамики их прижизненных модификаций. Все методические приемы визуализации структуры и динамики стромул и плазмодесм одинаковы (Fitzgibbon et al., 2010; Schattat et al., 2011a, 2011b, 2012). Пульсирующий рост трубок и их ветвление имеют одинаковые параметры для стромул и плазмодесм. Ни по форме, ни по размеру принципиальных различий между ними нет (рис. 1). Взаимозависимость их развития очевидна.

Функциональный статус

О функциях стромул известно мало, главным образом это гипотетические соображения (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004a). Автор описывал их подробно в предыдущих статьях (Гамалей, 2006, 2009). Хотя с публикации первой прошло почти 10 лет, за которые были опубликованы десятки статей, ситуация пока не прояснилась: достоверно по-прежнему ничего не известно, а предположений более чем достаточно (см.: Hanson, Sattarzadeh, 2008; Schattat et al., 2011a, 2011b).

Основной функцией плазмодесм традиционно считалось межклеточное распределение продуктов фотосинтеза (Esau, 1969; Курсанов, 1976). Длительная полемика по вопросу о канале транспорта сахаров завершилась признанием большей вероятности транспорта по трубке эндоплазматического ретикулума (Гамалей, 1994). По цитоплазматическому кольцу предполагалось распространение вирусов, белков и малых РНК регуляторного значения (Lucas et al., 1993, 1995; Kühn et al., 1997). Материалы публикаций этих авторов легли в основу гипотезы участия плазмодесм в распространении сигнальных молекул — гормонов, белков и даже нуклеиновых кислот. В следовых количествах эти соединения периодически находились во флоэмном экссудате, что позволило предполагать их участие в «дальней» сигнализации. Позже от этих идей пришлось отказаться: время жизни молекул малых информационных РНК (1—2 ч) оказалось значительно меньше, чем длительность транспорта по флоэме (24—36 ч). Этот аргумент не привел к исключению плазмодесменного транспорта из регуляторных процессов, но вызвал поворот внимания исследователей от надклеточной регуляции к внутриклеточной (Burch-Smith et al., 2010; Burch-Smith, Zambryski, 2012). «Ближняя» сигнали-

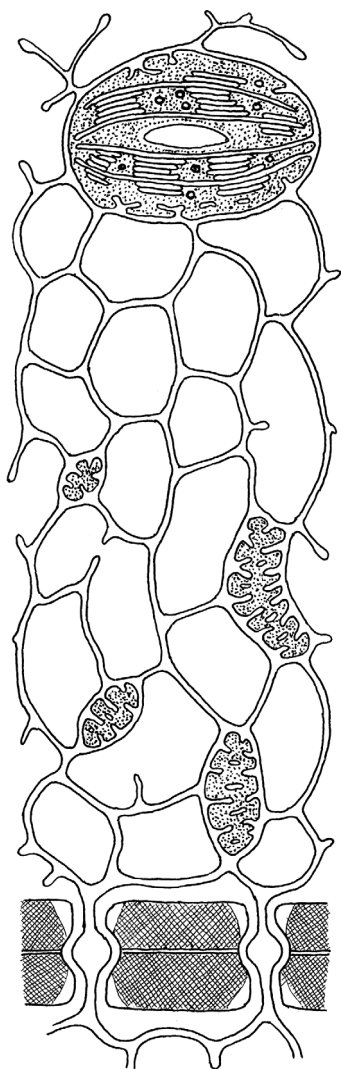


Рис. 2. Непрерывность транспортных каналов эндоплазматической сети, распределяющей продукты фотосинтеза в теле растений: внутриклеточные «стромулы» пластид и межклеточные плазмодесмы. Топографическая схема происхождения и развития пищевого тракта высших растений.

Популяции бактериальных по происхождению пластид и митохондрий локализованы внутри подвижной эндоплазматической сети. Хлоропласты — ее генераторы, митохондрии — редукторы.

зация по плазмодесмам теперь обсуждается в качестве механизма регуляторных взаимоотношений ядра, пластид и митохондрий соседних клеток. Но и здесь не все логически объяснимо. Например, в гифах грибов есть плазмодесмы нормальной структуры (с цитоплазматическим кольцом и плазмалеммой), но нет пластид и, следовательно, не может быть функции регуляции их взаимодействия. Если логически рассуждать, цитоплазматическое кольцо вообще может не иметь функциональной нагрузки, ведь оно формируется как побочная структура при пересечении трубкой ретикулума клеточной стенки. Кроме того, направленный транспорт по цитозолю едва ли может быть эффективным — возможна только диффузия с низкой скоростью и без определенного направления. Отдельные авторы резонно предлагали рассматривать цитоплазматическое кольцо как «сточную канаву», «неизбежное зло» (Oparka, Santa Cruz, 2000). «Зло» потому, что

транспорт по цитоплазматическому кольцу может иметь отрицательные последствия — распространение вирусов и ксенобиотиков отнюдь не регуляторного свойства.

Судя по встречаемости и стромул, и плазмодесм во всех типах растительных клеток, содержащих пластиды, и даже в гифах грибов, не имеющих пластид, но питающихся тоже углеводами растительного происхождения, обе структуры не связаны с какой-либо индивидуальной функциональной специализацией клеток. И те, и другие наиболее свойственны паренхиме. Следовательно, обе структуры и их функции — из разряда фундаментальных, не производных от клеточной специализации. К фундаментальным свойствам всех растительных, а также грибных клеток относится углеводное питание, и есть впечатление, что именно с этой функцией и связаны обе структуры. Наибольшее число описаний сделано на фотосинтезирующих тканях листа, являющихся источником сахаров и истоком их транспортной системы (Gamalei et al., 1994; Gray et al., 2001; Natesan et al., 2005). В паренхимных тканях эту роль выполняет эндоплазматическая сеть, периферия флоэмных каналов в паренхиме. В осевой флоэме распространены их структурные дериваты — ситовидные трубки и плазмодесменные поля и пластинки. Для тканей органов потребления, где происходит распределение сахаров, и стромулы, и плазмодесмы характерны не менее, а по сведениям некоторых авторов — даже более (Hanson, Sattarzadeh, 2008). Развитие симбиотического грибного партнера, питающегося сахарами в тканях корня, стимулирует формирование и стромул, и плазмодесм (Fester et al., 2001; Hans et al., 2004). Судя по этим материалам, стромулы и плазмодесмы — базовые структуры донорно-акцепторных отношений между органами растения и симбиотическими партнерами. Связь формирования обеих структур с транспортом сахаров подтверждается стимулирующим эффектом экзогенных сахаров на их формирование (Schattat, Klösgen, 2011). В ходе экспериментов показано, что к их формированию имеют отношение сахара первичного метаболизма (сахароза и глюкоза), тогда как вторичные сахара (маннитол, сорбитол) такого эффекта не вызывают.

Очевидно, что стромулы и плазмодесмы по структуре и функциональному спектру аналогичны (рис. 1, 2). Разница в том, что стромулы пластид демонстрируют свойственную им структуру, двигаясь внутри цитоплазмы клеток. Достигая оболочки, они пересекают ее с образованием цитоплазматического кольца и плазмалеммы вокруг ретикулярной трубки (рис. 2). Оба дополнительных структурных атрибута являются неизбежными, но вторичными, «побочными» с точки зрения структуры эндоплазматической сети. Следовательно, стромулы — базовая структура эндоплазматической сети, без вторичной надстройки в виде цитоплазматического кольца; плазмодесмы — их дериваты. Данные о функциональных свойствах стромул и плазмодесм, по-видимому, пока очень неполные, но в целом как будто не противоречивые. И стромулы, и десмотрубка плазмодесм в качестве внутри- и межклеточных элементов эндоплазматической сети слагают в паренхиме первичную распределительную сеть фотосинтатов. Ситовидные трубки осевой флоэмы по структуре и функциям не отличаются от них принципиально. Их трубчатая полость имеет значительно больший диаметр (10—20 мкм). По изображению на снимках и содержанию она аналогична вакуолям соседних клеток, возникающим путем расширения полостей эндоплазматического ретикулума (Гамалей, Пахомова, 2002; Гамалей, 2004).

Ко времени зрелости трубок они теряют цитоплазму и ядро, но сохраняют довольно много пластид и митохондрий не совсем обычной структуры. Их внешняя мембрана частично или полностью отсутствует. Если внимательно наблюдать их развитие, то очевидно ее преобразование в ограничивающий полость клетки тонопласт. Это единственный тип клеток растений, в котором полость клетки выстлана не плазмалеммой, а тонопластом, что подтверждается специфичными для него барьерными свойствами в отношении сахаров. Плазмалемма этими качествами не обладает. Вакуолярный тонопласт, ограничивающий клетку, и обилие пластид и митохондрий внутри нее — очень сильный аргумент в пользу того, что не только в ситовидных трубках, но и в паренхимных клетках пластиды и митохондрии локализованы не в цитоплазме, а внутри эндоплазматического ретикулума (Гамалей, Пахомова, 2002). Базовая структура для всех фрагментов углеводного пищевого тракта высших растений — эндоплазматическая сеть (Гамалей, 2004, 2009). Она же ассоциируется с редко обсуждаемым для растений феноменом актомиозиновой подвижности клеточных структур.

Подвижность эндоплазматического тракта

Все элементы эндоплазматической сети («стромулы», «матрикулы», «пероксилюлы» и «плазмодесмы») отличаются высокой подвижностью. Диапазон скоростей их движения — от 0 до 2—3 мкм/с — соизмерим с диапазоном фотосинтетической активности и роста. Теперь это стало возможным иллюстрировать видеофильмами в реальном масштабе времени (Gunning, 2005, 2007; Schattat et al., 2011a). Подвижность внутреннего канала распределения фотосинтатов в клетках растений оценивается относительно неподвижной клеточной поверхности, закрепленной целлюлозной оболочкой. Этим подвижность растительных клеток кардинально отличается от подвижности животных клеток, несмотря на то что в основе обоих явлений лежит одинаковый механизм актомиозиновых сокращений. Причина различий — в противоположной схеме закрепления моторных головок миозина и актиновых фибрилл на мембранах плазмалеммы и тонопласта.

Находясь внутри каналов транспортной системы, пластиды наполняют ее осмотически активными фотосинтатами. Транспортная система растет по мере увеличения их пула. Зоны использования фотосинтатов в ходе этого процесса удаляются от зон их производства. Не случайно этимология термина «растение» в русском и немецком языках производна от корня «рост». Общий принцип организации распределения фотосинтатов: максимальный фотосинтез на одном конце пищевого тракта, максимальное дыхание — на другом. Высшие растения, имеющие внутри себя и донорные и акцепторные зоны, — один из немногих примеров полной пищевой самодостаточности. (Но не автотрофности в полном смысле, поскольку монополистами фотосинтеза являются все-таки цианобактерии, растения — их носители.) Акцепторные зоны могут быть и иной природы. Широко известны эффекты стимуляции фотосинтеза, роста и соответственно эндоплазматической подвижности формированием микоризы на корнях или частичным поеданием (потравой) животными. Специфика подвижности растений определяет особенности их возрастных характеристик. Возраст метамеров зависит от подвижности. Он убывает по мере приближения к апикальным точкам рос-

та. Этимологически рост и возраст растений — термины тоже однокоренные. В связи с подвижным пищевым трактом их адекватность имеет особый подтекст.

Экспериментальный контроль подвижности

Эксперименты с ингибиторами сборки актина (цитохалазин D и латринсулин B) подавляют подвижность стромул и трубок плазмодесм (Kwok, Hanson, 2003). Такой же эффект вызывает ингибитор АТФазы миозинового мотора (Natesan et al., 2005). Это означает, что подвижность обеих структур имеет одинаковую актомиозиновую природу. Взаимодействие терминального домена миозина XI с актиновыми фибриллами мембран стромул детально исследовано (Kwok, Hanson, 2003; Howleg, Nick, 2004). Установлен точно такой же механизм подвижности эндоплазматической трубки в плазмодесмах (White, Barton, 2011). Микротрубочковые ингибиторы (оризалин и амипрофосметил) не оказывают влияния ни на подвижность стромул, ни на динамику плазмодесменного транспорта (Gray et al., 2001; Hawes et al., 2001; White, Barton, 2011).

Из естественных факторов формирование и подвижность стромул и плазмодесм в равной мере подавляются темнотой и холодом (Kwok, Hanson, 2004a, 2004b). Влияние темноты опосредовано через подавление фотосинтетической активности хлоропластов. Холод действует в том же направлении на экспорт фотосинтатов через усиление ригидности цитоскелета. Роль балансовых взаимоотношений фотосинтеза и контролируемого цитоскелетом экспорта фотосинтатов в формировании тех и других структур очевидна. Она может быть проиллюстрирована характером изменений фотосинтеза вдоль горных профилей. До определенных высот (в разных широтах различных, в Альпах и на Кавказе — до 2500 м) фотосинтез растет, оптимизируясь за счет понижения внешнего давления, ускоряющего экспорт фотосинтатов (Köbner, Woodward, 1987). На больших высотах он начинает подавляться торможением экспорта за счет усиливающейся ригидности цитоскелета, что тоже легко проверить по образованию и подвижности стромул и плазмодесм (Holzinger et al., 2007a).

Температурный диапазон образования и функционирования

Образование стромул из внешней мембраны пластидной оболочки свойственно всем исследованным растениям и всем типам клеток, это их универсальное свойство (Natesan et al., 2005; Hanson, Sattarzadeh, 2011). Но оно проявляется далеко не при всех температурах. На материале сначала альпийских, а затем и арктических трав установлено, что до 10 °С формирования стромул из оболочки пластид не происходит во всех типах клеток (Holzinger et al., 2007a; Lütz, Engel, 2007). Их образование начинается с 15 °С, становится массовым после 20 °С и достигает пика при 30 °С. С учетом того, что для фотосинтеза важно сочетание температуры и света, в экспериментальных условиях к температурным вариациям в качестве второго фактора был добавлен свет (Buchner et al., 2007). В результате было выяснено, что только низкая температура обладает подавляющим образованием стромул эффектом, а варьирование интенсивности света существенным образом на этот процесс не влияет. Авторы сделали вывод о том, что блокада образования стромул связана с температур-

ными изменениями пластичности актомиозинового цитоскелета, контролирующего развитие стромул (Holzinger et al., 2007b). По сути, на этом материале они должны были сделать еще и второй вывод: стромулы имеют более непосредственное отношение к оттоку фотосинтатов, чем к фотосинтезу.

Данные по температурному режиму формирования плазмодесм аналогичны. У растений, обитающих постоянно в условиях низких температур, их количество минимально. Если они уже сформированы, как у многих растений умеренного климата, то при низких положительных температурах их функциональная активность очень слабая. Различия по численности плазмодесм у термофильных древесных форм и криофильных трав составляют два порядка (Gamalei, 1996). Таким образом, по температурному режиму формирования и функционирования между стромулами и плазмодесмами тоже существенных различий нет. При низких температурах (до 15 °C) не существует ни тех, ни других. Выше этого температурного порога обе группы структур появляются, становятся многочисленными и функционально эффективными.

Вышеприведенные данные подтвердили, что температурные режимы фотосинтеза и экспорта фотосинтатов не совпадают. Фотосинтез может продолжаться на 0 °C и даже ниже (Körner, Woodward, 1987; Lütz, 2010). Экспорт фотосинтатов по эндоплазматической сети, судя по формированию стромул и плазмодесм, начинается только после 10 °C и резко возрастает выше 20 °C (Gamalei et al., 1994; Buchner et al., 2007). Различия температурных оптимумов фотосинтеза, экспорта фотосинтатов и соответственно роста растений в литературе получили наименование «температурных ножиц» (Farrar, Gunn, 1996; Xiong et al., 1999, 2000). Причины этого явления, вероятно, восходят к эпохе происхождения растений путем симбиогенеза фототрофных прохлорофитов и хемотрофных протистов. Каждому из партнеров по симбиогенезу могли быть свойственны собственные температурные требования к среде обитания, поскольку они имели разный эволюционный возраст. Следствием этих различий могло стать большое разнообразие жизненных форм растений, основанное на множестве вариантов стабилизации функционального баланса процессов фотосинтеза, транспорта, роста и запасаания углеводов.

В качестве контрастного примера обычно приводятся древесные акселераты тропиков и травы-карлики полярных пустынь и высокогорий. Рекордные показатели осевого прироста первых (до 0.2 м/сут) свидетельствуют о том, что объем фотосинтатов сразу же полностью реализуется в ростовые процессы. Пределы роста ограничены только пределами интенсивности транспирации и фотосинтеза. Вторые даже в благоприятных для фотосинтеза условиях накапливают в листьях большой избыток ассимилятов, который не может быть реализован в рост из-за большей, чем фотосинтез, чувствительности транспортных процессов к низким положительным температурам. Природа этой чувствительности — в подавлении актомиозиновой подвижности всех элементов эндоплазматической сети низкими температурами.

Заключение

Стромулы и плазмодесмы обязаны своим происхождением экспорту фотосинтатов. В условиях подавления экспорта фотосинтез, естественно, тоже подавлен избыт-

ком своих продуктов. Это едва ли не самый главный фактор регуляции фотосинтеза. Трубочатая структура стромул пластид и десмотрубок плазмодесм сходны, плазмодесмы образуются как межклеточные продолжения стромул. Нет никаких сомнений в тождественности их транспортных функций. Образование и стромул, и плазмодесм может быть индуцировано или усилено введением экзогенных сахаров. Параллельный транспорт макромолекул (белков и нуклеиновых кислот) возможен, но требует дополнительных доказательств, которых на настоящий момент для обеих структур явно недостаточно. Для обеих структур показаны одинаковый актомиозиновый механизм и сходный темп импульсной подвижности. Температурный режим появления и функционирования тоже оказался общим, зависимым от температурных свойств актомиозинового цитоскелета. Исток обеих структур — мембранная капсула хлоропластов. По направлению движения стромулы первичны, плазмодесмы — вторичны. По совокупности наблюдений возникает не предположение, а уверенность в том, что они — фрагменты одной и той же более общей сетевой структуры. В качестве претендента на эту роль может выступать только свойственная всем растительным клеткам эндоплазматическая сеть, появившаяся одновременно с зелеными эукариотами в результате симбиогенетического объединения прокариотных предшественников. Внешний партнер-носитель формирует эндоплазматическую мембранную сеть и обеспечивает ее межклеточную подвижность. Внутренний (популяция цианобактерий = пластид) наполняет подвижный пищевой тракт продуктами фотосинтеза, генерируя осмотическое давление в сети. Постулируется способность эндоплазматической сети растений функционировать в качестве межклеточного донорно-акцепторного канала распределения углеводов. Первые доказательства правомерности трактовки стромул и плазмодесм в качестве фрагментов эндоплазматической сети не клеток, а целых растений уже получены (Гамалей, 1997а, 1997б, 2006, 2009; Baluska et al., 2006; Великанов, 2009; Schattat et al., 2011а). Следует двигаться дальше в этом направлении, расширяя круг исследуемых объектов за счет разнообразия конкретных форм жизни высших растений в широком диапазоне условий, от оптимальных до экстремальных (см.: Гамалей, 2012).

Работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 07-04-00834, 10-04-01165, 13-04-00580).

Список литературы

- Великанов Г. А. 2009. Стромулы: их природа, структура и функции в растительной клетке. Биол. мембраны. 26 (6) : 468—478.
- Гамалей Ю. В. 1994. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура, функции. СПб.: Наука. 80 с.
- Гамалей Ю. В. 1997а. Происхождение и локализация оргanelл растений. Физиол. раст. 44 (1) : 115—137.
- Гамалей Ю. В. 1997б. Надклеточная организация растений. Физиол. раст. 44 (6) : 819—846.
- Гамалей Ю. В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 422 с.
- Гамалей Ю. В. 2006. Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в клетках растений. Цитология. 48 (4) : 271—282.
- Гамалей Ю. В. 2009. Природа пищевого тракта сосудистых растений. Цитология. 51 (5) : 375—387.

- Гамалей Ю. В. 2012. Криофиты Евразии: происхождение и структурно-функциональная специфика. Ботан. журн. 96 (12) : 1521—1546.
- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. 1981. Структура клеточных-спутников флоэмы листа: результаты объемной реконструкции клеток по серийным срезам. Цитология, 23 (2) : 117—129.
- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. 2002. Электронномикроскопические свидетельства вакуолярной природы флоэмного экссудата. Физиол. раст. 47 (2) : 181—193.
- Курсанов А. Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука. 646 с.
- Пиневич А. В., Аверина С. Г. 2002. Кислородная фототрофия. СПб.: Изд-во СПбГУ. 250 с.
- Фаминцын А. С. 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. Тр. Имп. акад. наук, физ.-мат. отд. 20 : 3—35.
- 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.
- Atkinson A. W., John P. C., Gunning B. E. S. 1974. The growth and division of the single mitochondrion and other organelles during the cell cycle of *Chlorella*, studied by quantitative stereology and three dimensional reconstruction. Protoplasma. 81 : 77—109.
- Baluska F., Volkmann D., Barlow P. W. 2006. Cell-cell channels and their implications for cell theory. In: Cell-cell channels. Eds: Baluska F., Volkmann D., Barlow P.W. New York: Springer. 1—18.
- Buchner O., Holzinger A., Lütz C. 2007. Effects of temperature and light on the formation of chloroplast protrusions in leaf mesophyll cells of high alpine plants. Plant Cell Environ. 30 : 1347—1356.
- Burch-Smith T. M., Stonebloom S., Xu M., Zambryski P. C. 2010. Plasmodesmata during development: re-examination of the importance of primary, secondary, and branched plasmodesmata structure versus function. Protoplasma. 233 : 28—40.
- Burch-Smith T. M., Zambryski P. C. 2012. Plasmodesmata paradigm shift: regulation from without versus within. Annu. Rev. Plant Biol. 63 : 239—260.
- Esau K. 1969. The Phloem. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 505 p.
- Farrar J. S., Gunn S. 1996. Effects of temperature and atmospheric carbon dioxide on source-sink relations in the context of climate change. In: Photoassimilate distribution in plants and crops. Source-sink relationships. Eds.: Zamski E., Schaffer A.A. New York: Marcel Dekker Inc. 389—406.
- Fester T., Strack D., Hause B. 2001. Reorganization of tobacco root plastids during arbuscule development. Planta. 213 : 864—868.
- Fitzgibbon J., Bell R., King E., Oparka K. 2010. Super-resolution imaging of plasmodesmata using three-dimensional structured illumination microscopy. Plant Physiol. 153 : 1453—1463.
- Gamalei Yu. V. 1996. Comparative biology of trees and herbs. Intercellular communication. In: L'arbre. Biologie et développement. Naturalia Monspeliensia. 85—97.
- Gamalei Yu. V., van Be 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.
- Gray J. C., Hibberd J. M., Linley P. J., Uijtewaal B. 1999. GFP movement between chloroplasts. Nature Biotech. 17 : 1146—1149.
- 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.
- Griffing L. R. 2010. Networking in the endoplasmic reticulum. Biochem. Soc. Transactions. 38 : 747—753.
- Guilliermond A. 1934. Les Constituants Morphologiques du Cytoplasme. Le Chondriome. Pris: Hermann. 128 p.
- 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. 2007. Plant cell biology on DVD. <http://www.plantcellbiologyondvd.com>
- Gunning B. E. S., Steer M. W. 1994. Plant cell biology: an ultrastructural approach. Canberra: Univ. Press. 120 p.
- Haberlandt G. 1888. Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora. 71 : 291—308.
- Haberlandt G. 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig: Engelmann. 671 S.
- Hans J., Hause B., Strack D., Walter M. N. 2004. Cloning, characterization, and immunolocalization of a mycorrhiza-inducible 1-deoxi-D-xylulose 5-phosphate reductoisomerase in arbuscule-containing cells of maize. Plant Physiol. 134 : 614—624.
- Hanson M. R., Sattarzadeh A. 2008. Dynamic morphology of plastids and stromules in angiosperm plants. Plant Cell Environ. 31 : 646—657.
- Hanson M. R., Sattarzadeh A. 2011. Stromules: recent insights into a long neglected feature of plastid morphology and function. Plant Physiol. 155 : 1486—1492.
- Hawes Ch., Sain-Jore C. M., Brandizzi F., Zheng H., Andreeva A. V., Boeink P. 2001. Cytoplasmic illuminations: in planta targeting of fluorescent proteins to cell organelles. Protoplasma. 215 : 77—88.
- 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.
- Holzinger A., Buchner O., Lütz C., Hanson M. R. 2007a. Temperature-sensitive formation of chloroplast protrusions and stromules in mesophyll cells of *Arabidopsis thaliana*. Protoplasma. 230 : 23—30.
- Holzinger A., Wasteneys G. O., Lütz C. 2007b. Investigating cytoskeletal function in chloroplast protrusion formation in the arctic-alpine plant *Oxyria digyna*. Plant Biol. 9 : 400—410.
- Howleg C., Nick P. 2004. *Arabidopsis* myosin XI mutant is defective in organelle movement and polar auxin transport. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 101 : 10 488—10 492.
- Köhler R. H., Cao J., Zipfel W. R., Webb W. W., Hanson M. R. 1997a. Exchange of protein molecules through connections between higher plant plastids. Science. 276 : 2039—2042.
- Köhler R. H., Hanson M. R. 2000. Plastid tubules of higher plants are tissue-specific and developmentally regulated. J. Cell Sci. 113 : 81—89.
- Köhler R. H., Hanson M. R., Wildman S. 1997b. Plastid interconnections images by fluorescence and phase contrast. Trends Cell Biol. 7 : 392.
- Körner Ch., Woodward F. I. 1987. The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. II. Field studies in *Poa* species between 670 and 3200 m in altitude. Oecologia. 72 : 279—283.
- Kühn 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.
- Kwo 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. 2004a. Stromules and the dynamic nature of plastid morphology. J. Microsc. 214 : 124—137.
- Kwok E., Hanson M. R. 2004b. Plastids and stromules interact with the nucleus and cell membrane in vascular plants. Plant Cell Rep. 23 : 188—195.
- Lucas W. J., Bouche-Pillon S., Jackson D. P., Nguen L., Baker L., Ding B., Hake S. 1995. Selective trafficking of KNOTTED 1 homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata. Science. 270 : 1980—1983.
- Lucas W. J., Ding B., Van der Shoot Ch. 1993. Plasmodesmata and the supracellular nature of plants. New Phytol. 125 : 435—476.
- Lütz C. 2010. Cell physiology of plant growing in cold environments. Protoplasma. 244 : 53—73.
- Lütz C., Engel L. 2007. Changes in chloroplast ultrastructure in some high-alpine plants: adaptation to metabolic demands and climate? Protoplasma. 231 : 183—192.

- Margulis L.* 1981. Symbiosis in cell evolution. San-Francisco: Freeman. 328 p.
- Mathur J., Mammone A., Barton K.* 2012. Organelle extensions in plant cells. *J. Integr. Plant Biol.* 54 : 851—867.
- McLean B., Whatley J. M., Juniper B. E.* 1988. Continuity of chloroplast and endoplasmic reticulum membranes in *Chara* and *Equisetum*. *New Phytol.* 109 : 51—65.
- 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 Ch., Natesan S. K. A., Sullivan J. A., Jouhet J. J., Kavanagh T. A., Gray J. C.* 2012. Exclusion of plastid nucleoids and ribosomes from stromules in tobacco and *Arabidopsis*. *Plant J.* 69 : 399.
- 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., Santa Cruz S.* 2000. The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51 : 323—347.
- Palade G. E.* 1956. The endoplasmic reticulum. *J. Bioph. Bioch. Cytol.* 2 : 85—98.
- Porter K. R.* 1961. The endoplasmic reticulum: some current interpretation of its form and functions. In: *Biological structures and functions*. New York: Acad. Press. 1 : 127—190.
- Schattat M. H., Barton K., Baudisch B., Klösigen R. B., Mathur J.* 2011a. Plastid stromule branching coincides with contiguous endoplasmic reticulum dynamics. *Plant Physiol.* 155 (4) : 1667—1677.
- Schattat M. H., Barton K., Mathur J.* 2011b. Correlated behavior implicates stromules in increasing the interactive surface between plastids and ER tubules. *Plant Signal. Behaviour.* 6 : 715—718.
- Schattat M. H., Klösigen R. B.* 2011. Induction of stromule formation by extracellular sucrose and glucose in epidermal leaf tissue of *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol.* 11 : 115.
- Schattat M. H., Klösigen R. B., Mathur J.* 2012. New insights on stromules: stroma filled tubules extended by independent plastids. *Plant Signal. Behaviour.* 7 : 1132—1137.
- Senn G.* 1908. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen Chromatophoren. Leipzig: Engelmann. 142 p.
- Staehein A. L.* 1997. The plant ER: a dynamic organelle composed of a large number of discrete functional domains. *Plant J.* 11 : 1151—1165.
- Strasburger E.* 1882. Über den Bau and das Washstrum der Zellhäute. Jena: Fischer.
- Strasburger E.* 1901. Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. *Jb. Wiss. Bot.* 36 : 493—610.
- Tangl E.* 1879. Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen das Endosperms einiger Samen. *Jb. Wiss. Bot.* 12 : 170—190.
- 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., Barton D. A.* 2011. The cytoskeleton in plasmodesmata: a role in intercellular transport? *J. Exp. Bot.* 62 (15) : 5249—5266.
- Wildman S. G.* 1967. The organization of grana-containing chloroplasts in relation to location of some enzymatic systems concerned with photosynthesis, protein synthesis, and ribonucleic acid synthesis. In: *Biochemistry of chloroplasts*. Ed. T. W. Goodwin. London: Acad. Press. 295—317.
- Wildman S. G., Hongladarom T., Honda S. I.* 1962. Chloroplasts and mitochondria in living plant cells: cinephotomicrographic studies. *Science.* 138 : 434—436.
- Xiong F. S., Mueller E. C., Day T. A.* 2000. Photosynthetic and respiratory acclimation and growth response of Antarctic vascular plants to contrasting temperature regimes. *Amer. J. Bot.* 87 : 700—710.
- Xiong F. S., Ruhland C. T., Day T. A.* 1999. Photosynthetic temperature response of the Antarctic vascular plants *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica*. *Physiol. Plant.* 106 : 272—286.

Поступила 6 V 2013

THE STRUCTURES OF PLANT TROPHIC TRACT: PLASTID STROMULES AND CELL WALL PLASMODESMATA

Yu. V. Gamalei

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

Plastid stromules and cell wall plasmodesmata are special structures of plant cell. They were discovered with time difference in one and half hundred years: stromules — at the beginning of XXI century, plasmodesmata — at the end of XIX century. The former and latter are, correspondingly, the intra- and intercellular fragments of endoplasmic reticulum which is a network for the photosynthate distribution along plant body. Discovery methods and history, structural similarity and differences, succession of functional interpretation are discussed. The origin of both is connected with photosynthesis and photosynthate export. Their tubular structure and transport function are similar. The impulsive mobility of both is under control of the actomyosin cytoskeleton. Temperature regime of formation and functioning is also the same. Photosynthesis is possible at 0 °C and even below. The structures of exporting network, stromules and plasmodesmata, are not formed up to 10 °C, and the numbers of both increase sharply at temperature 20 °C due to increasing cytoskeleton plasticity. Structural and functional continuity of stromules and plasmodesmata are postulated as the mobile trophic tract of vascular plants.

Key words: endoplasmic reticulum, stromules, plasmodesmata, cytoskeleton, photosynthesis, photosynthate export, plant trophic tract, plant life-forms.