

## АГГЛЮТИНАЦИЯ ПЛАСТИД МЕЗОФИЛЛА И ОБЛИТЕРАЦИЯ СИТОВИДНЫХ ТРУБОК ФЛОЭМЫ — ОБЩЕЕ СЛЕДСТВИЕ СЕЗОННЫХ ПАУЗ ЭКСПОРТА ФОТОСИНТАТОВ

© Ю. В. Гамалей

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 197022;  
электронный адрес: ygamalei@mail.ru*

Агглютинация хлоропластов и облитерация ситовидных трубок относятся к разным тканям высших растений: агглютинация — к мезофиллу листьев, облитерация — к осевой флоэме. В равной степени производные от блокады экспорта фотосинтатов, оба явления синхронны и с одинаковым успехом могут быть использованы для диагностики сезонных всплесков и пауз фотосинтетической активности. Установлена природа подвижности хлоропластов и их связанных с динамикой экспорта челночных перемещений между ядерной оболочкой и клеточной периферией. Предполагается, что ядерная оболочка — базовая структура эндоплазматической сети, внутри которой распределены хлоропласты. Активация фотосинтеза и накопления сахаров в сети индуцирует ее экспансию, сопровождаемую центробежным рассеиванием хлоропластов. Блокада фотосинтеза вызывает обратный эффект — коллапс сети, ее возврат к истоку. Центростремительный коллапс сопровождается концентрированием пластид вокруг ядерной оболочки. Подвижность сети и находящихся внутри нее хлоропластов обратима. Она зависима от сезонных колебаний интенсивности фотосинтеза и экспорта. Изменения объема ситовидных трубок, вызванные той же причиной, необратимы. Каждая сезонная волна фотосинтеза и распределения сахаров формирует новую порцию трубок, сменяющих облитерированные.

Ключевые слова: пластиды, эндоплазматическая сеть, цитоскелет, подвижность, фотосинтез, экспорт фотосинтатов, ситовидные трубки, агглютинация, облитерация.

### История терминов

«Агглютинация пластид» и «облитерация ситовидных трубок» — термины, дошедшие до нас из времен расцвета прижизненной оптической микроскопии сосудистых растений (конец XIX—начало XX в.; см.: De Bary, 1877; Haberlandt, 1888; Senn, 1908; Guilliermond, 1934; Esau, 1953). «Агглютинация» — в точном переводе «слипание», в более распространенном употреблении — концентрирование пластид вокруг оболочки клеточного ядра, наблюдаемое в клетках мезофилла растений, не сбрасывающих листву на зиму, но имеющих зимнюю паузу фотосинтетической и экспортной активности (Haberlandt, 1888; Senn, 1908). «Облитерация» ситовидных трубок флоэмы — их «сплющивание» или другие варианты деформации, сопровождаемые утратой полости, служащей каналом для транспорта экссудата, в тот же период времени и под влиянием блокады тех же процессов (De Bary, 1877; Esau, 1969). Являясь структурными проявлениями сезонных пауз фотосинтеза и экспорта в периоды покоя растений, оба явления синхронны. Но, локализованные в разных тканях, по методическим причинам они неудобны для одновременного наблюдения под микроскопом. В условиях сезонного климата оба явления обычны для многих вечнозеленых древесных и зимнезеленых травянистых растений и отражают отсутствие температурных условий для фотосинтеза и экспорта в зимний период (Haberlandt, 1888; Senn, 1908). В аридных зонах та-

кой же эффект вызывают сезонные паузы водоснабжения (Haberlandt, 1888; Esau, 1969; Гамалей, 1998). Экспериментально оба явления могут быть вызваны несколькими сутками контролируемой темноты (Гамалей, 2004; Kwok, Hanson, 2004a). В настоящей статье эффекты агглютинации пластид мезофилла и облитерации ситовидных трубок флоэмы проанализированы с целью проверки гипотезы локализации хлоропластов и пулов накопления фотосинтатов в эндоплазматической сети (вакуоле) высших растений (Гамалей, 1994, 2013).

### Агглютинация пластид

Эффект агглютинации пластид известен с конца XIX в. из материалов прижизненной микроскопии хлоренхимы листьев многих растений. Первыми объектами исследований были клетки высших водорослей, мхов, плаунов, папоротников (Famintzin, Borodin, 1867; Haberlandt, 1888; Senn, 1908). Далее последовали сезонные наблюдения за локализацией хлоропластов в клетках мезофилла хвойных. Они показали, что периферическое их распределение в летний период меняется на концентрирование вокруг клеточного ядра в зимний (Александров, Савченко, 1950; Генкель, Барская, 1960; Овсянников, Семкина, 2014). Перемещения хлоропластов от клеточной периферии к ядерной оболочке обычно сопровождаются девакуолизацией клеток мезофилла, вплоть до рас-

пада на фрагменты и полной утраты центральной вакуоли. Позже аналогичные явления были описаны на листьях покрытосеменных растений: деревьев, кустарников, трав, зимующих под снегом, элодеи, вынутой из-под льда (Барская, 1962, 1964; Барская, Балина, 1964). Одни авторы описывали агглютинацию пластид как нормальное физиологическое состояние в период зимнего покоя (Famintzin, Borodin, 1867; Haberlandt, 1888; Александров, Савченко, 1950; Овсянников, Семкина, 2014), другие — как этап их зимнего разрушения (Барская, 1964; Барская, Балина, 1964; Мирославов и др., 1992). Точный перевод термина «агглютинация» (слипание) (Haberlandt, 1888) не предполагает ни слияния, ни разрушения хлоропластов при концентрировании на ядерной оболочке. Разнообразие мнений, возможно, вызвано различиями конкретной продолжительности отсутствия условий для фотосинтеза и экспорта. По мере накопления материалов полемика, возникшая по этому вопросу, завершилась все-таки в пользу сезонной обратимости агглютинации хлоропластов. Даже если какая-то часть пластид и сливается или разрушается осенью, их популяция полностью восстанавливается в ходе обратных процессов дробления или деления весной (Мирославов и др., 1992; Овсянников, Семкина, 2014). Не акцентируясь на вопросах деградации, достаточно констатировать распределение хлоропластов в период отсутствия фотосинтеза как их плотное скопление вокруг клеточного ядра. Согласно приведенным выше данным очевидно, что агглютинация не является исключительным свойством какой-то избранной группы высших растений, она — универсальное следствие отсутствия фотосинтеза, независимое от таксономической специфики объекта.

Первые исследователи агглютинации хлоропластов не только обратили внимание на взаимосвязь между изменениями внутриклеточной топографии хлоропластов и вакуолей, но, судя по рисункам, приводимым в их статьях, допускали локализацию хлоропластов внутри общей мембранной камеры (см.: Haberlandt, 1888; Senn, 1908). Природа мембраны не могла быть установлена по техническим возможностям микроскопии в тот период. С переходом к наблюдениям фиксированных (мертвых) препаратов интерес к сезонной динамике топографии клеток мезофилла на длительное время пропал.

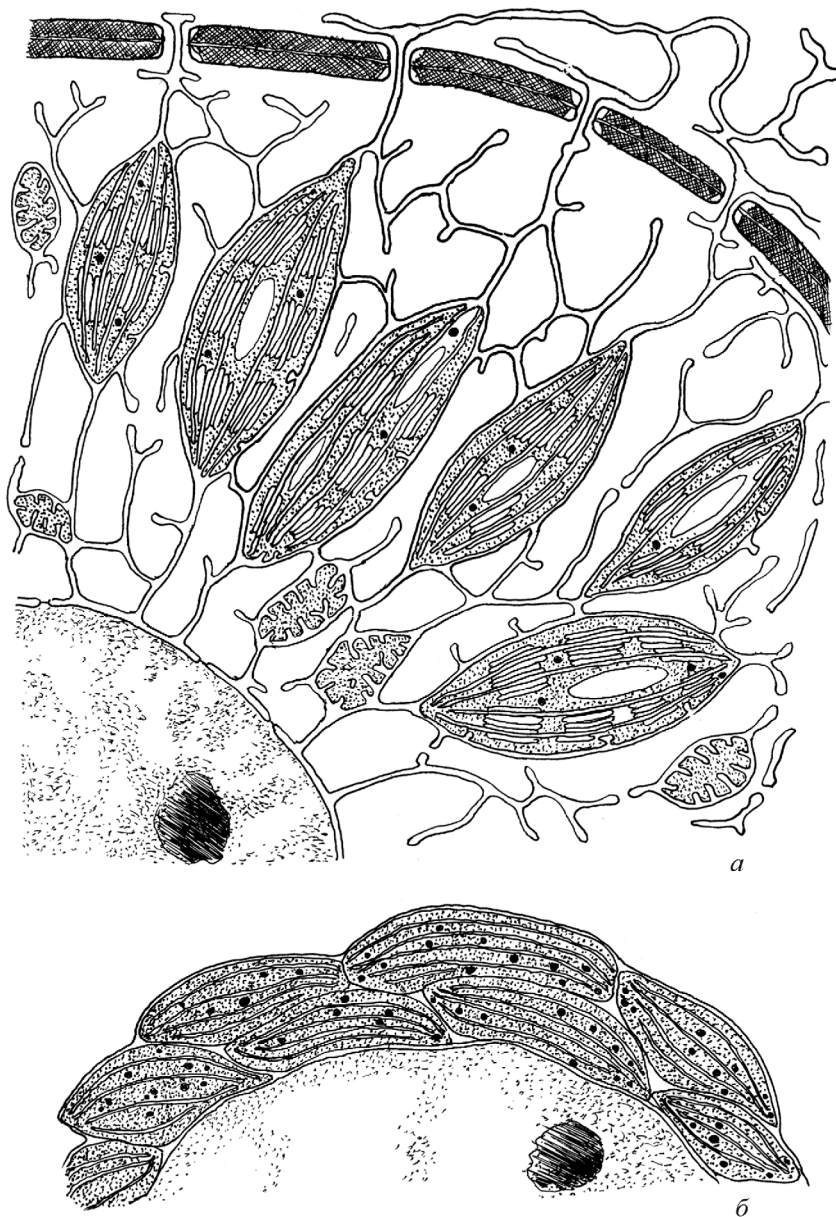
Возврат к этой тематике произошел в обзорных статьях, появившихся вслед за восстановлением в начале XXI в. прижизненных наблюдений новыми методами конфокальной флуоресцентной микроскопии (Köhler et al., 1997; Köhler, Hanson, 2000; Kwok, Hanson, 2004a). Явление агглютинации пластид оказалось открытым вторично. Рисунки авторов первой волны исследований оказались не забыты, они теперь вновь появляются и обсуждаются в обзорных статьях (Gray et al., 2001). Новый технический уровень дал возможность более детально (с большим разрешением и контрастным флуоресцентным окрашиванием) наблюдать динамику и детали прижизненных челночных перемещений хлоропластов (Kwok, Hanson, 2004a, 2004b; Gunning, 2005, 2007). В частности, было подтверждено, что агглютинация совсем не обязательно завершается слиянием хлоропластов, обычно процесс ограничивается их концентрированием вокруг ядра без заметных изменений численности. Если они имеют место, то сезонно обратимы.

Происхождение мембранной камеры, в которой дислоцированы хлоропласты и внутри которой они изобра-

жались на рисунках (Haberlandt, 1888; Senn, 1908), к этому времени стало предметом острых дискуссий в литературе. Одни авторы рассматривают ее как производную от фрагментов мембранной оболочки самих пластид (их «стромул»: Köhler, Hanson, 2000; Hanson, Sattarzadeh, 2008, 2011). Другие — как общую для всех пластид эндоплазматическую мембранную сеть, известную по материалам электронной микроскопии растительных клеток (McLean et al., 1988; Whatley, 1992; Гамалей, 1994). В новой интерпретации она представлена подвижным мембранным потоком. Поток надклеточным, т. е. перетекающим из клетки в клетку в виде связующей их эндоплазматической сети. В ее состав входят: мембранная оболочка клеточного ядра, внутрицитоплазматические мембранные элементы сети, вакуоли, вплоть до центральной, плазмодесмы в качестве межклеточных связей сети, полости ситовидных трубок флоэмы как модифицированные вакуоли дифференцирующихся в трубки клеток. Вся совокупность элементов эндоплазматической сети трактуется как единая мембранная упаковка экспортного потока фотосинтатов («углеводный пищевой тракт»: Гамалей 2009, 2013). В связи с этим появляются новые термины: «вакуум» и ограничивающая его эндомембрана — «тонопласт», не клетки, растения.

После публикации ряда дополнительных аргументов в пользу гипотезы о локализации хлоропластов внутри эндоплазматической сети не клеток, а целого растения (Гамалей, 1994, 2004; Baluska et al., 2006; Schattat et al., 2011a, 2011b, 2012) природа циклических перемещений хлоропластов от ядерной оболочки к клеточной периферии стала, наконец, более понятной. Согласно предложенной гипотезе, ядерная оболочка — базовая структура подвижной эндоплазматической сети, в которой локализованы хлоропласты (Гамалей, 1994, 2009, 2013). Поток сети регулируется сезонной динамикой фотосинтеза: обилие осмотически активных фотосинтатов и воды ведет к экспансии сети вместе с хлоропластами, их дефицит под влиянием блокады фотосинтеза или водоснабжения сопровождается возвратом к ядерной оболочке, естественно тоже вместе с хлоропластами (см. рисунок). Экспериментально инициированные с помощью контролируемой смены света и темноты челночные перемещения сети и пластид между ядерной оболочкой и клеточной периферией стало возможным наблюдать с помощью видеофильмов (Kwok, Hanson, 2004a; Gunning, 2005, 2007). Их показ вошел в преподавательскую практику. Видеофильмы подтвердили колебательный характер подвижности сети, ее зависимость от интенсивности фотосинтеза и экспорта фотосинтатов. Так появился еще один блок аргументов в пользу гипотезы локализации хлоропластов не внутри цитоплазмы, а внутри эндоплазматической сети.

Представления о высокой подвижности межклеточной эндоплазматической сети и локализации пластид внутри нее исходно возникли на базе гипотезы симбиогенетического происхождения растений (Фаминцин, 1907; Margulis, 1981; Гамалей, 1994). Исторически хлоропласты — цианобактерии, чья инвазия в клетку завершилась локализацией в эндосомах. Ядерная оболочка эукариотической клетки стала первой производной от эндосом структурой. Для всего остального потока производных от нее мембранных элементов эндоплазматической сети ядерная оболочка является структурой истоковой. Фотосинтез — обязательное условие генерации и внутриклеточной экспансии сети, его отсутствие ведет к ее кол-



Челночные перемещения хлоропластов внутри клеток мезофилла, индуцируемые внутриклеточной динамикой эндоплазматической экспортной сети.

*a* — центробежное движение сети и хлоропластов от ядерной оболочки к клеточной периферии в ходе роста сети под влиянием накопления в ней фотосинтатов и воды; *б* — центростремительный возврат к ядерной оболочке в ходе ее редукции в условиях блокады фотосинтеза.

лапсу. В случаях сезонных пауз фотосинтеза эндоплазматическая сеть клетки возвращается к ядерной оболочке как к источнику вместе с содержащимися в ней пластидами (см. рисунок). И устремляется новым потоком от нее же после восстановления фотосинтетической активности.

Показано, что внутриклеточная подвижность эндоплазматической сети, легко обнаруживаемая методами конфокальной флуоресцентной микроскопии, — результат сократительной активности актомиозинового цитоскелета клетки (Schattat et al., 2012). Температурные параметры подвижности сети соответствуют данным о температурной зависимости пластичности цитоскелета (Holzinger et al., 2007a, 2007b; Lutz, Engel, 2007). Подвижность хлоропластов несамостоятельна, они не имеют двигательного аппарата. Но она вполне может быть вторич-

ной от собственной подвижности той мембранной емкости, которую они создают и внутри которой находятся (см. рисунок). В этом случае направления подвижности хлоропластов будут повторять векторы экспансии эндоплазматической сети, контролируемые цитоскелетом. В ходе экспансии сети хлоропласты движутся к клеточной периферии, т. е. центробежно относительно ядерной оболочки, в ходе ее редукции возвращаются к ней центростремительно (Kwok, Hanson, 2004a; Gunning, 2005, 2007; Schattat et al., 2011a, 2011b). Аналогичные изменения, связанные с динамикой фотосинтеза, претерпевают вакуоли, развивающиеся из эндоплазматических цистерн как пулы накопления фотосинтатов (Гамалей, Пахомова, 2002). Под влиянием увеличения концентрации фотосинтатов и притока воды они растут, при их снижении — сокращаются. Центробежные и центростремительные на-



правления подвижности хлоропластов и вакуолей согласованы между собой через колебания интенсивности фотосинтеза и экспорта фотосинтатов. Взаимозависимость их перемещения в клетках мезофилла удобно наблюдать на клетках «короны» в листьях  $C_4$  растений (Вознесенская, Гамалей, 1986; Гамалей, Вознесенская, 1986).

### Производная от экспорта поляризация пластид и вакуолей

Сезонные дислокации хлоропластов и вакуолей в клетках мезофилла, вызванные изменениями балансовых отношений между интенсивностями фотосинтеза, экспорта и запаса фотосинтатов, были хорошо известны еще в начале XX в. (см.: Senn, 1908). На материале светооптических исследований удалось показать, что они сезонно обратимы и взаимозависимы. При вспышке интереса к коронарной анатомии мезофилла и обкладки после открытия в середине XX века  $C_4$  фотосинтеза этот вопрос оказался снова в центре внимания. Согласованная подвижность хлоропластов и вакуолей оказалась наглядно иллюстрируемой последовательностью изменений внутриклеточной топографии этих структур в клетках «короны». В обеих ее тканях — мезофилле и обкладке пучков — локализация этих клеточных компонентов имеет, как правило, полярный характер. Поляризация может меняться в зависимости от ритма согласования отдельных этапов ступенчатого  $C_4$  фотосинтеза. Для описания перемен поляризации хлоропластов и вакуолей обычно употребляются термины «центростремительность» (центрипетальность) и «центробежность» (центрифугальность). Показательно, что и явление сезонной агглютинации хлоропластов легко описывается с использованием этой терминологии.

Первоначально закономерности внутриклеточной поляризации хлоропластов и вакуолей были детально исследованы на материале видов растений с двуклеточной коронарной анатомией (Вознесенская, Гамалей, 1986). Затем подтверждены на примере тех структурных вариантов, в которых компартиментация последовательных этапов  $C_4$  фотосинтеза обеспечивается не двумя типами клеток, а двумя сетевыми (или вакуолярными) компартаментами одной клетки (*Bienertia*: Freitag, Stichler, 2000, 2002; Voznesenskaya et al., 2001). Каждый из мембранных компартиментов имеет свою популяцию хлоропластов, которые так же различаются индексами гранальности и содержанием ферментов фотосинтетического метаболизма, как хлоропласты клеток мезофилла и обкладки в двуклеточной  $C_4$  короне. В первом случае согласованная подвижность вакуолей и хлоропластов подчинена цитоскелетному контролю одной клетки, во втором — двух, ретикулярные системы которых объединены плазмодесменными полями, расположенными на их общей стенке. В этом отношении одно- и двуклеточные системы  $C_4$  фотосинтеза не выглядят принципиально сильно различающимися: в обоих вариантах существуют две популяции хлоропластов, одинаково дифференцированные по структурной, функциональной и ферментативной специфике. Предположительно подвижные одноклеточные системы должны были предшествовать более жестко разделенным и функционально эффективным двуклеточным. Но соответственно и сброс  $C_4$  специализации (возврат к  $C_3$  вариантам фотосинтеза в случае смены экологической обстановки) у первых может проходить легче и быстрее, чем у

вторых. Такая эволюционная последовательность структурного ряда  $C_4$  растений как будто подтверждается на материале ряда  $C_4$  солянок из семейства Chenopodiaceae (Бочанцев, 1969; Гамалей и др., 1992; Freitag, Stichler, 2002; Edwards et al., 2004).

Варианты поляризации хлоропластов, наблюдаемые у растений с одно- и двуклеточным строением короны и  $C_4$  фотосинтезом, оказались равно объяснимыми в случае их локализации внутри эндоплазматической сети. Они не противоречат тем представлениям, которые использованы в статье для объяснения эффектов агглютинации пластид мезофилла и облитерации ситовидных трубок флоэмы в условиях блокады фотосинтеза и экспорта. Разные эволюционные варианты систем  $C_4$  фотосинтеза стали еще одним аргументом в пользу локализации хлоропластов не в цитоплазме, а в специальном подвижном мембранном компартменте — эндоплазматической экспортной сети — и не клетки, а целого растения.

### Облитерация ситовидных трубок

Облитерация ситовидных трубок осевой флоэмы известна тоже довольно давно (см.: De Vary, 1877; Esau, 1953, 1969). На заре сравнительных оптических наблюдений ксилемы и флоэмы исследователи обратили внимание на то, что сосуды ксилемы могут выполнять функции водопроведения несколько сезонов подряд без потери формы, несмотря на то что сама ксилема продолжает прирастать новыми годовыми кольцами. Лигнификация колец вторичной оболочки сосудов препятствует их деформации. Ситовидные трубки флоэмы в отличие от сосудов ксилемы функционируют только один фотосинтетический сезон, в конце его проводящие клетки флоэмы обязательно деформируются и разрушаются. Причин для этого две: 1) потеря упругости трубок после утраты внутреннего давления, обеспечиваемого транспортируемым раствором сахаров; 2) недостаточная жесткость стенок из-за отсутствия или малого содержания лигнина в оболочке ситовидных трубок флоэмы (Esau, 1969). Если фотосинтез прерывается и возобновляется вновь, облитерированные (сплюснутые) клетки не восстанавливают форму. Новая волна фотосинтатов становится инициатором развития нового проводящего тракта для их экспорта (Гамалей, Пахомова, 2002; Гамалей, 2004). Каждая новая активация фотосинтеза вызывает образование новых проводящих каналов флоэмы, старые никогда не регенерируются и в транспортных процессах повторно не участвуют.

Исключением являются растения бессезонного климата — вечнозеленые деревья тропиков, пальмы, древовидные папоротники, т. е. те, которые в своем развитии не имеют фотосинтетических пауз. Проводящие элементы их флоэмы продолжают функционировать в течение всей или большей части жизни растения (Evert, 1990). Истина оказалась проста: есть фотосинтез — есть экспорт, есть транспортная сеть; нет фотосинтеза — нет экспорта, нет транспортной сети, есть агглютинация пластид и облитерация ситовидных трубок. После того как фотосинтез восстановлен, система экспортных каналов образуется заново вдоль всего транспортного пути фотосинтатов от донора к акцептору. Периодичность существования эндоплазматической сети и осевой флоэмы задана сезонными параметрами климата высоких широт, лимитирующими фотосинтетическую и экспортную активность.

### Сезонная динамика структур углеводного тракта

Производные от динамики фотосинтеза, оба явления — агглютинация хлоропластов и облитерация ситовидных трубок — с равным успехом могут использоваться для диагностики сезонных всплесков и пауз фотосинтеза и экспорта. Это удобно, потому что не требует приготовления большого числа препаратов для наблюдения разных тканей. Паузы могут быть вызваны разными факторами, блокирующими фотосинтез либо отток фотосинтатов. Есть наблюдения, что экспорт более чувствителен к лимитирующим факторам сезонного климата (Geiger, 1975). Его отсутствие подавляет фотосинтез через избыток конечных продуктов. Соответственно угнетение экспорта и становится первопричиной колебательного характера фотосинтетической активности и сезонной ритмики развития растений. Именно такая, а не обратная последовательность блокады процессов экспорта и фотосинтеза зарегистрирована на примере многих вариантов сезонной вегетации растений. Влияние холода на функционирование системы оттока сахаров наблюдается значительно раньше, чем влияние понижения температуры на фотосинтез. Фотосинтез может продолжаться даже при 0 °C и ниже. Экспорт же, судя по накоплению крахмала в клетках мезофилла, прекращается у многих древесных растений тропиков при 15 °C, у сезонных луговых трав и других представителей альпийских и арктических форм — при 5 °C (Geiger, 1975; Holzinger et al., 2007a, 2007b). Растения аридных пустынь также демонстрируют накопление запасов сахаров в клетках мезофилла намного раньше, чем наступает блокада фотосинтеза обезвоживанием (Гамалей, 1998). Ингибиторы сборки актина или АТФазы миозинового мотора, подавляя актомиозиновую подвижность экспортной системы, через определенный лаг-период подавляют и фотосинтез (Kwok, Hanson, 2003; Natesan et al., 2005). Лишь в случае экспериментов с блокадой фотосинтеза темнотой можно наблюдать противоположную последовательность развития событий: сначала блокада фотосинтетической активности, затем коллапс экспортной системы (Kwok, Hanson, 2004a, 2004b). В случае развития событий по любому из экспериментальных сценариев финалом блокады фотосинтеза и экспорта становятся агглютинация хлоропластов в клетках мезофилла и облитерация ситовидных трубок в сети экспорта фотосинтатов. Регенерация процессов фотосинтеза и экспорта в клетках мезофилла начинается практически одновременно. Полное развертывание новой экспортной системы фотосинтатов в целом растения требует более длительного времени (Гамалей, 1998; Гамалей, Пахомова, 2002). В условиях неустойчивого климата Бореальной зоны оно может продолжаться не дни, а недели, прерываясь при понижениях температуры и сокращая общую продолжительность вегетационного сезона.

Автор с благодарностью посвящает статью коллегам, работавшим вместе с ним над этой научной проблемой: А. Л. Курсанову, А. Т. Мокроносову, Е. А. Мирославоу, К. Esau, W. Eschrich, H. Ziegler, B. Gunning.

Исследования были выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 07-04-00834, 10-04-01165 и 13-04-00580).

### Список литературы

- Александров В. Г., Савченко М. И. 1950. О состоянии зеленых пластид коры деревьев в зимнее время. Тр. Бот. ин-та. АН СССР. 7 (1) : 5—81. (Aleksandrov V. G., Savchenko M. I. 1950. About the status of green plastids of trees in winter time. Proc. Bot. Inst. AS USSR. 7 (1) : 5—81.)
- Барская Е. И. 1962. О состоянии хлоропластов в зимующих листьях вечнозеленых растений. Физиол. раст. 9 (4) : 339—343. (Barskaya E. I. 1962. About the status of winter leaf chloroplasts in evergreen plants. Soviet Plant Physiol. 9 (4) : 339—343.)
- Барская Е. И. 1964. О зимнем состоянии хлоропластов в коре деревьев и кустарников. Бот. журн. 49 (7) : 669—678. (Barskaya E. I. 1964. About winter chloroplasts status in bark of trees and shrubs. Bot. J. 49 (7) : 669—678.)
- Барская Е. И., Балина Н. В. 1964. Об агглютинации хлоропластов элодеи. Физиол. раст. 11 (6) : 589—595. (Barskaya E. I., Balina N. V. 1964. About agglutination of *Eloдея* chloroplasts. Soviet Plant Physiol. 11 (6) : 589—595.)
- Бочанцев В. П. 1969. Род *Salsola* L. (Состав, история развития и расселения). Л.: БИН АН СССР. 45 с. (Bochancev V. P. 1969. Genus *Salsola* L. Content, history of development and settling. Leningrad: BIN AS USSR. 45 p.)
- Вознесенская Е. В., Гамалей Ю. В. 1986. Ультраструктурная характеристика листьев с Kranz-анатомией. Бот. журн. 71 (12) : 1291—1307. (Vosnesenskaya E. V., Gamalei Yu. V. 1986. The ultrastructural characteristics of leaf types with Kranz-anatomy. Bot. J. 71 (12) : 1291—1307.)
- Гамалей Ю. В. 1994. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура, функции. СПб.: Наука. 80 с. (Gamalei Yu. V. 1994. Plant endoplasmic reticulum. Origin, structure and functions. St. Petersburg: Nauka. 80 p.)
- Гамалей Ю. В. 1998. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений. Физиол. раст. 45 (4) : 614—631. (Gamalei Yu. V. 1998. Photosynthesis and photosynthate export. The development of transport system and source-sink relations. Russ. J. Plant Physiol. 45 (4) : 614—631.)
- Гамалей Ю. В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 421 с. (Gamalei Yu. V. 2004. Transport system of vascular plants. St. Petersburg: St. Petersburg Univ. Press. 421 p.)
- Гамалей Ю. В. 2006. Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в клетках растений. Цитология. 48 (4) : 271—282. (Gamalei Yu. V. 2006. Mobile reticular organization of plastids and mitochondria in plant cells. Tsitologiya. 48 (4) : 271—282.)
- Гамалей Ю. В. 2009. Природа пищевого тракта сосудистых растений. Цитология. 51 (5) : 375—387. (Gamalei Yu. V. 2009. The nature of trophic tract in vascular plants. Tsitologia. 51 (5) : 375—387.)
- Гамалей Ю. В. 2013. Структуры пищевого тракта растений: стромулы пластид и плазмодесмы клеточной оболочки. Цитология. 55 (10) : 688—696. (Gamalei Yu. V. 2013. The structures of plant trophic tract: plastid stromules and cell wall plasmodesmata. Tsitologiya. 55 (10) : 688—696.)
- Гамалей Ю. В., Вознесенская Е. В. 1986. Структурные и биохимические типы C<sub>4</sub> растений. Физиол. раст. 33 (7) : 802—819. (Gamalei Yu. V., Vosnesenskaya E. V. 1986. Structural and biochemical types of C<sub>4</sub> plants. Soviet Plant Physiol. 33 (7) : 802—819.)
- Гамалей Ю. В., Глаголева Т. А., Кольчевский К. Г., Чулановская М. В. 1992. Экология и эволюция типов C<sub>4</sub>-синдрома в связи с филогенией семейств Chenopodiaceae и Poaceae. Бот. журн. 77 (2) : 1—12. (Gamalei Yu. V., Glagoleva T. A., Koltchevsky K. G., Chulanovskaya M. V. 1992. The C<sub>4</sub> syndrome types ecology and evolution in connection with phylogeny of the Chenopodiaceae and Poaceae families. Bot. J. 77 (2) : 1—12.)
- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. 2002. Электронномикроскопические свидетельства вакуолярной природы флоэмного экссудата. Физиол. раст. 47 (2) : 181—193. (Gamalei Yu. V.,

- Pakhomova M. V.* 2002. Electron-microscopic evidences of phloem exudation vacuolar nature. *Russ. J. Plant Physiol.* 47 (2) : 181—193.)
- Генкель П. А., Барская Е. И.* 1960. О сезонных изменениях хлоропластов ели. *Физиол. раст.* 7 (4) : 356—369. (*Genkel P. A., Barskaya E. I.* 1960. About seasonal changes in *Picea* chloroplasts. *Soviet Plant Physiol.* 7 (4) : 356—369.)
- Мирославов Е. А., Алексеева О. А., Наумова Л. В.* 1992. К проблеме обновления хлоропластов. *Цитология.* 34 (1) : 28—32. (*Miroslavov E. A., Alekseeva O. A., Naumova L. V.* 1992. To problem of chloroplasts reparation. *Tsitologiya.* 34 (1) : 28—32.)
- Овсянников А. Ю., Семкина Л. А.* 2014. Сезонные изменения активности фотосистемы II и локализация хлоропластов в клетках хвой растений рода *Picea* (Pinaceae). *Бот. журн.* 99 (9) : 977—988. (*Ovsjannikov A. Yu., Semkina L. A.* 2014. Seasonal changes in activity of photosystem II and chloroplast localization in plant needle cells of *Picea* genus (Pinaceae). *Bot. J.* 99 (9) : 977—988.)
- Фаминцын А. С.* 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. *Тр. Импер. акад. наук, физ.-мат. отд.* 20 : 3—35. (*Famintsin A. S.* 1907. About the role of symbiosis in organism evolution. *Proc. Imper. Acad. Sci., phys.-mat. depart.* 20 : 3—35.)
- 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.
- De Bary A.* 1877. *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne.* Leipzig: Engelmann. 734 S.
- Edwards G. E., Franceschi V. R., Voznesenskaya E. V.* 2004. Single cell C<sub>4</sub> photosynthesis versus the dual-cell (Kranz) paradigm. *Ann. Rev. Plant Biol.* 55 : 173—196.
- Esau K.* 1953. *Plant anatomy.* New York: Wiley & Sons. 369 p.
- Esau K.* 1969. *The Phloem.* Berlin: Gebruder Borntraeger. 505 p.
- Evert R. F.* 1990. Dicotyledons. In: *Sieve elements. Comparative structure, induction and development.* Berlin: Springer. 103—139.
- Famintzin A., Borodin I.* 1867. Über transitorische Stärkebildung bei der Birke. *Bull. Acad. Sci. St. Petersburg.* 12 (1) : 113—119.
- Freitag H., Stichler W.* 2000. A remarkable new leaf type with unusual photosynthetic tissue in a central Asiatic genus of Chenopodiaceae. *Plant Biol.* 2 : 154—160.
- Freitag H., Stichler W.* 2002. *Bienertia cycloptera* Bunge ex Boiss., Chenopodiaceae, another C<sub>4</sub> plant without Kranz tissues. *Plant Biol.* 4 : 121—131.
- Geiger D. R.* 1975. Phloem loading. In: *Transport in plants.* Berlin: Springer. 395—431.
- 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.
- Guilliermond A.* 1934. *Les Constituants Morphologiques du Cytoplasme. Le Chondriome.* Paris: 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.* www.plantcellbiologyondvd.com
- Haberlandt G.* 1888. Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. *Flora.* 71 : 291—308.
- 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 (4) : 1486—1492.
- 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.
- 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., Hanson M. R.* 2000. Plastid tubules of higher plants are tissue-specific and developmentally regulated. *J. Cell Sci.* 113 : 81—89.
- 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.* 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.
- 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.
- 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.
- 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 : 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., 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 S.
- Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Kiirats O., Freitag H., Edwards G.* 2001. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C<sub>4</sub> plant photosynthesis. *Nature.* 414 : 543—546.
- Whatley J. M.* 1992. Membranes and plastid origins. In: *Origin of plastids.* (Ed. R. A. Lewin). New York: Chapman & Hall. 78—103.

AGGLUTINATION OF MESOPHYLL PLASTIDS AND OBLITERATION OF PHLOEM SIEVE TUBES  
ARE THE TOTAL RESULT OF SEASONAL PAUSES IN PHOTOSYNTHATE EXPORT*Yu. V. Gamalei*V. L. Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, 197022;  
e-mail: ygamalei@mail.ru

Chloroplast agglutination and sieve tube obliteration are related to the different plant tissues: the agglutination — to the leaf mesophyll, and the obliteration — to the axis phloem. Being equally produced by photosynthate export dynamics, both phenomena are synchronous and can be used for diagnostics of seasonal flashes and pauses of photosynthetic activity with equal success. The nature of the mobility of chloroplast and their shuttle displacements from the nuclear envelope to the cell periphery connected with export dynamics have been established. It is assumed that nuclear envelope is the base structure of the endoplasmic reticulum (ER) inside which the chloroplasts are localized. Activation of photosynthesis and sugar accumulation inside the ER induces its expansion followed by centrifugal diffusion of chloroplasts. Come back effect — ER collapse, its return to the source — can be induced by the blockade of photosynthesis. Centripetal collapse is accompanied by plastid concentration around the nuclear envelope. Displacements of ER and the chloroplasts dislocating inside it are reversible. It depends on seasonal fluctuations of photosynthesis and export intensities. Changes in the volume of sieve tubes, which are due to the same reason, are irreversible. Each seasonal wave of photosynthesis and sugar export forms new series of sieve tubes, replacing obliterated ones.

**Key words:** plastids, endoplasmic reticulum (ER), cytoskeleton, mobility, photosynthesis, photosynthate export, sieve tubes, agglutination, obliteration.

---