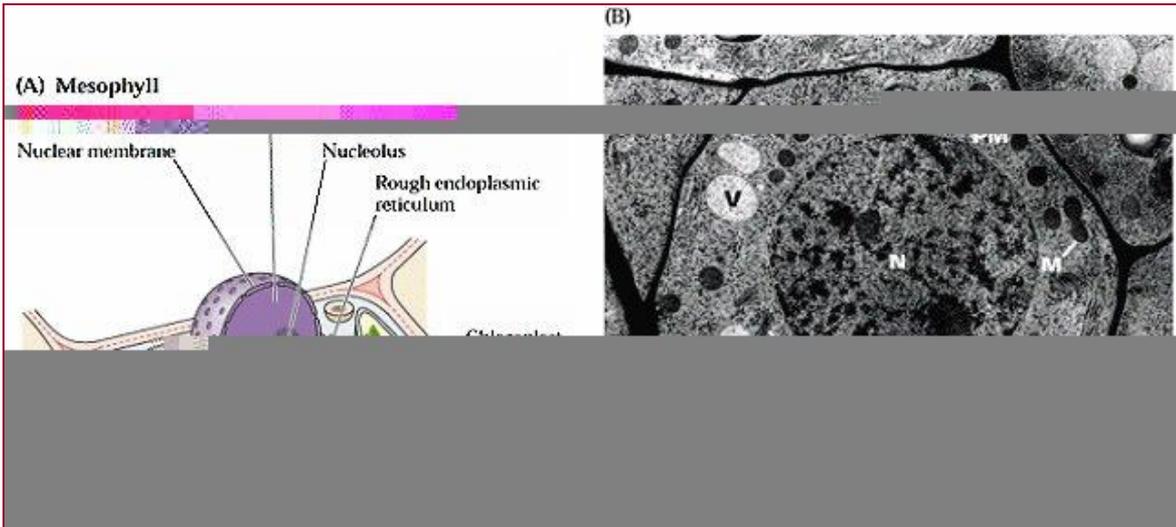


Основные особенности растительной клетки



Три генома – ядерный, пластидный, митохондриальный; их взаимодействие

Мощная клеточная стенка: другая стратегия водного обмена, обмена информацией

Пластиды: фабрики «горячих производств»

Вакуоли: многоцелевые органеллы

Органеллы эукариотической клетки

- **Ядро** *содержит основную часть генома и является местом синтеза ДНК и РНК*
 - **Эндоплазматический ретикулум** *место синтеза большинства липидов клетки, а также большинства белков, предназначенных для других органелл или секреции*
 - **Аппарат Гольджи** *место сортировки и модификации белков и липидов, получаемых от эндоплазматического ретикулума*
 - **Митохондрии** *энергетические станции клетки, основное место синтеза АТФ.*
 - **Пероксисомы** *место многих окислительных процессов*
 - **Лизосомы (для растительных клеток – литические вакуоли)** *место компартментации литических ферментов.*
- Помимо этих органелл растительная клетка содержит*
- **пластиды**
 - **вакуоли.**

Классификация органелл

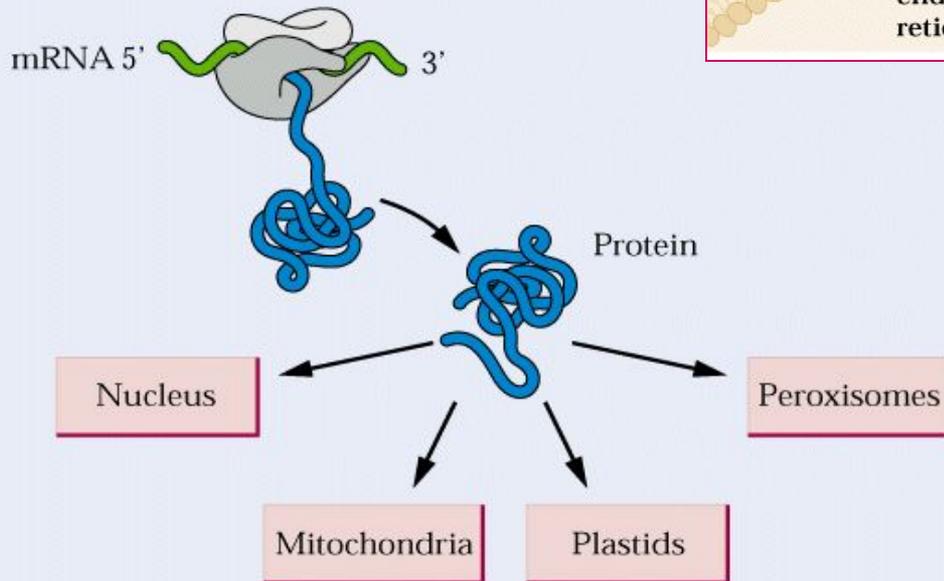
- **Ядро и цитозоль** *связаны между собой ядерными порами, являются топологически едиными, но выполняют разные функции*
- **Митохондрии**
- **Пластиды** *(только для растительной клетки)*
- **Пероксисомы**
- **Эндоплазматическая мембранная система клетки**
остальные мембранные органеллы – ЭР, аппарат Гольджи, вакуоли (только для растительных клеток), лизосомы (для животных клеток), транспортные везикулы.

Два пути сортировки белков: цитоплазматический и секреторный

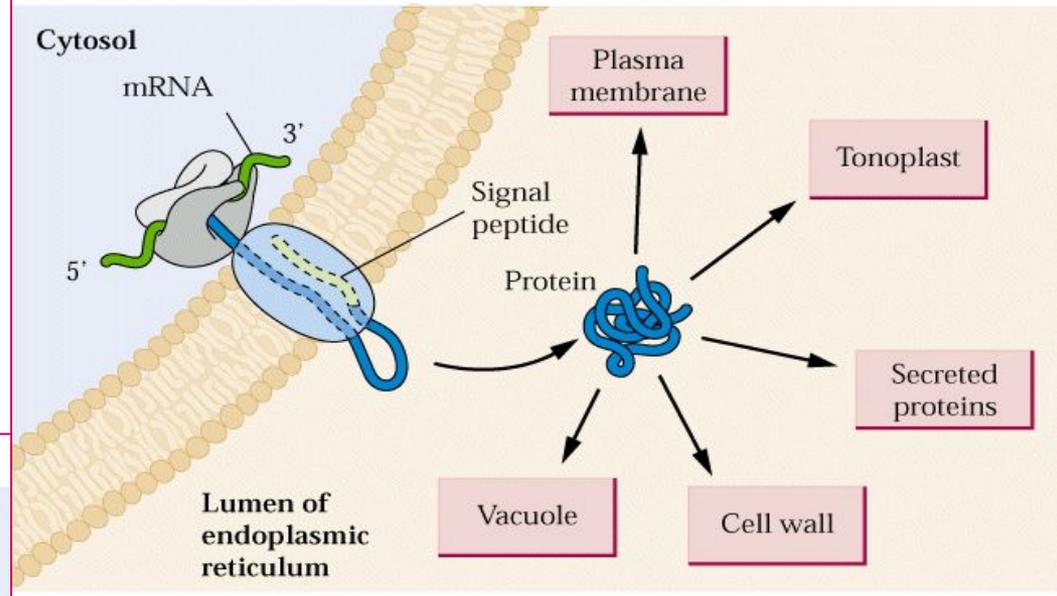
- используется для белков, которые предназначены для плазматид, митохондрий, ядра и пероксисом
- путь транспорта – параллельный
- механизм транспорта - мономолекулярный

(A) Free ribosomes in cytosol

Cytosol



(B) Membrane-bound ribosomes



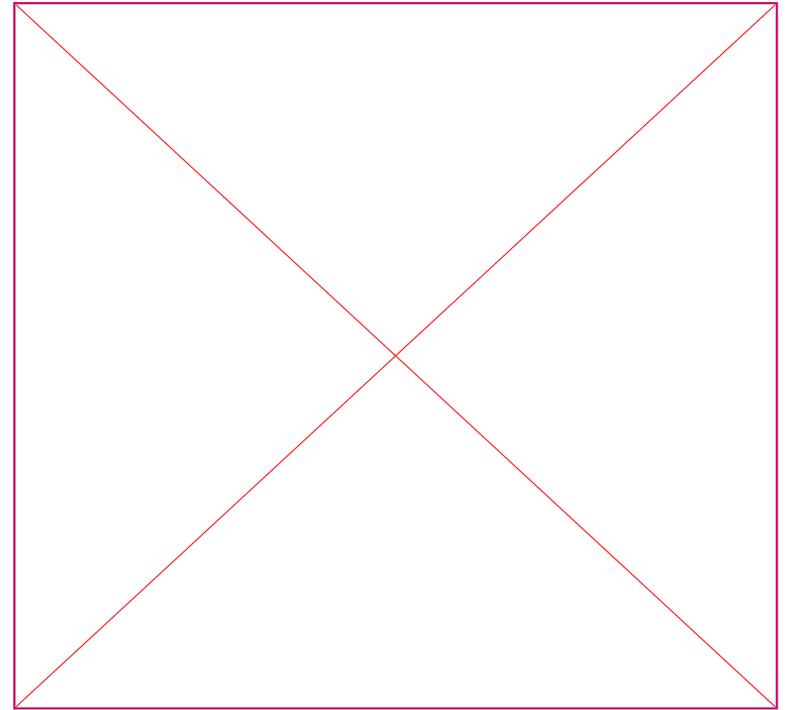
- используется для секретируемых белков, белков плазмалеммы и белков органелл эндомембранной системы
- путь транспорта - последовательный
- механизм транспорта - везикулярный

Сигнальные последовательности транспорта белков в растительной клетке

Целевая органелла	Сигнальная последовательность	Характеристика
Хлоропласты: строма	Н-концевой лидерный пептид («стромальный»)	Последовательность из 40-50 аминокислот
Хлоропласты: люмен и мембраны тилакоидов	Два последовательных N-концевых лидерных пептида	Первый пептид - «стромальный», второй – «люменальный»
Митохондрии: матрикс	Н-концевой пресиквенс	формирует положительно заряженную амфипатическую α -спираль.
Митохондрии: внутренняя мембрана, межмембранное пространство	Два последовательных N-концевых пресиквенса	Первый пресиквенс - как для белков матрикса, второй состоит из остатков гидрофобных аминокислот
Пероксисомы	Сигналы пероксисомальной локализации PTS1 и PTS2	PTS1 – С-концевой трипептид – Ser-Lys-Leu PTS2 локализован на N-конце.
Ядро	Сигналы ядерной локализации NLS. Не отщепляются после переноса белка в ядро	NLS типа 1: Pro-Lys-Lys-Lys-Arg-Lys. NLS типа 2: две последовательности, разделенные спейсером NLS типа 3: Lys-Ile-Pro-Ile-Lys
Сигнальный пептид секреторного пути	Н-концевой лидерный пептид	10-15 остатков гидрофобных аминокислот, формирующих α -спираль.
ЭР	Сигнал локализации в ЭР	С-концевой тетрапептид KDEL (Lys-Asp-Glu-Leu)
Вакуоль.	Сигналы локализации в вакуолях: NTPP, CTPP, внутрибелковый сигнал.	NTPP - N-концевой сигнал: Asn-Pro-Ile-Arg CTPP – С-концевой сигнал.

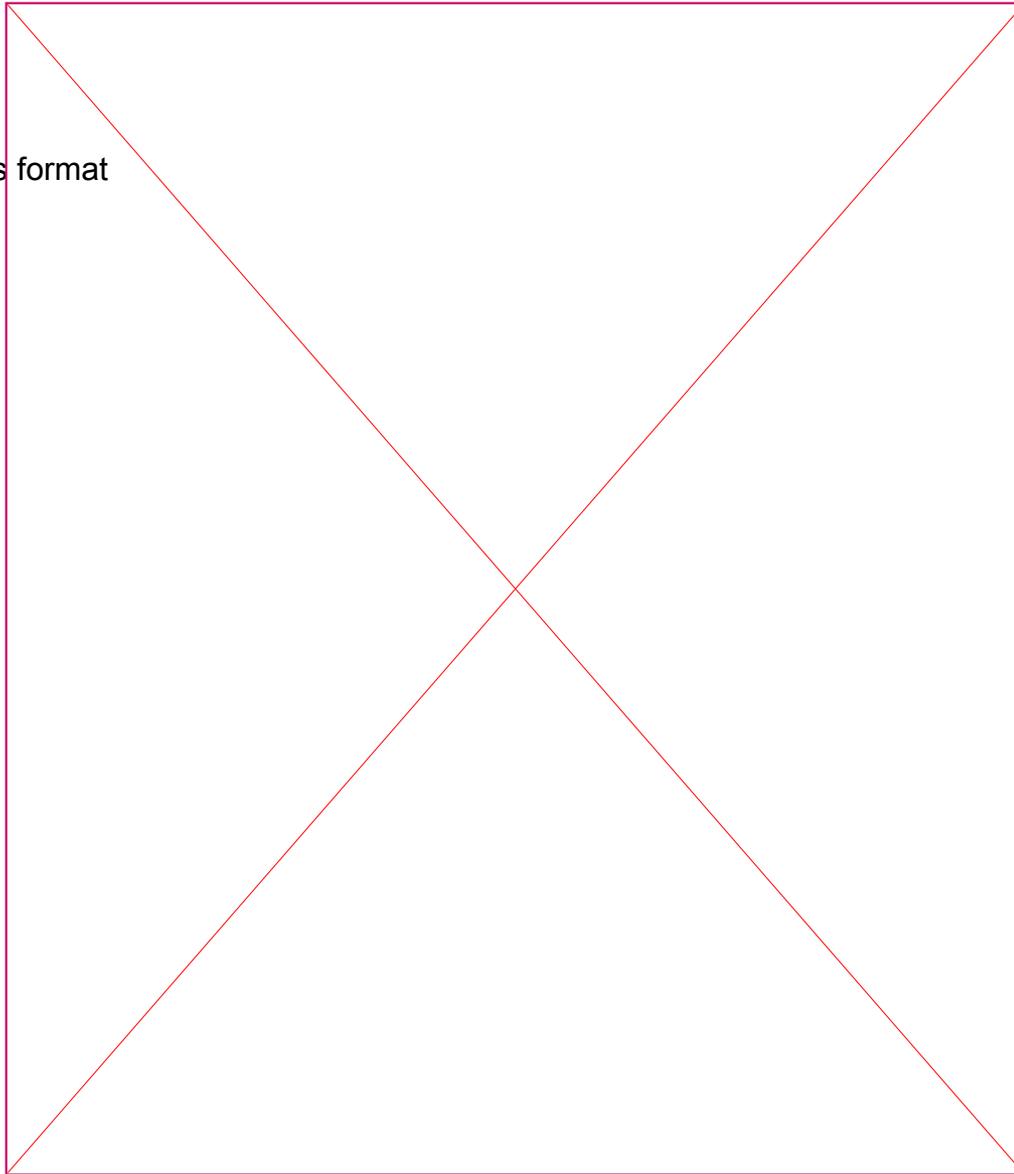
Транспорт ядерно-кодируемых белков в хлоропласт

Click to edit the notes format



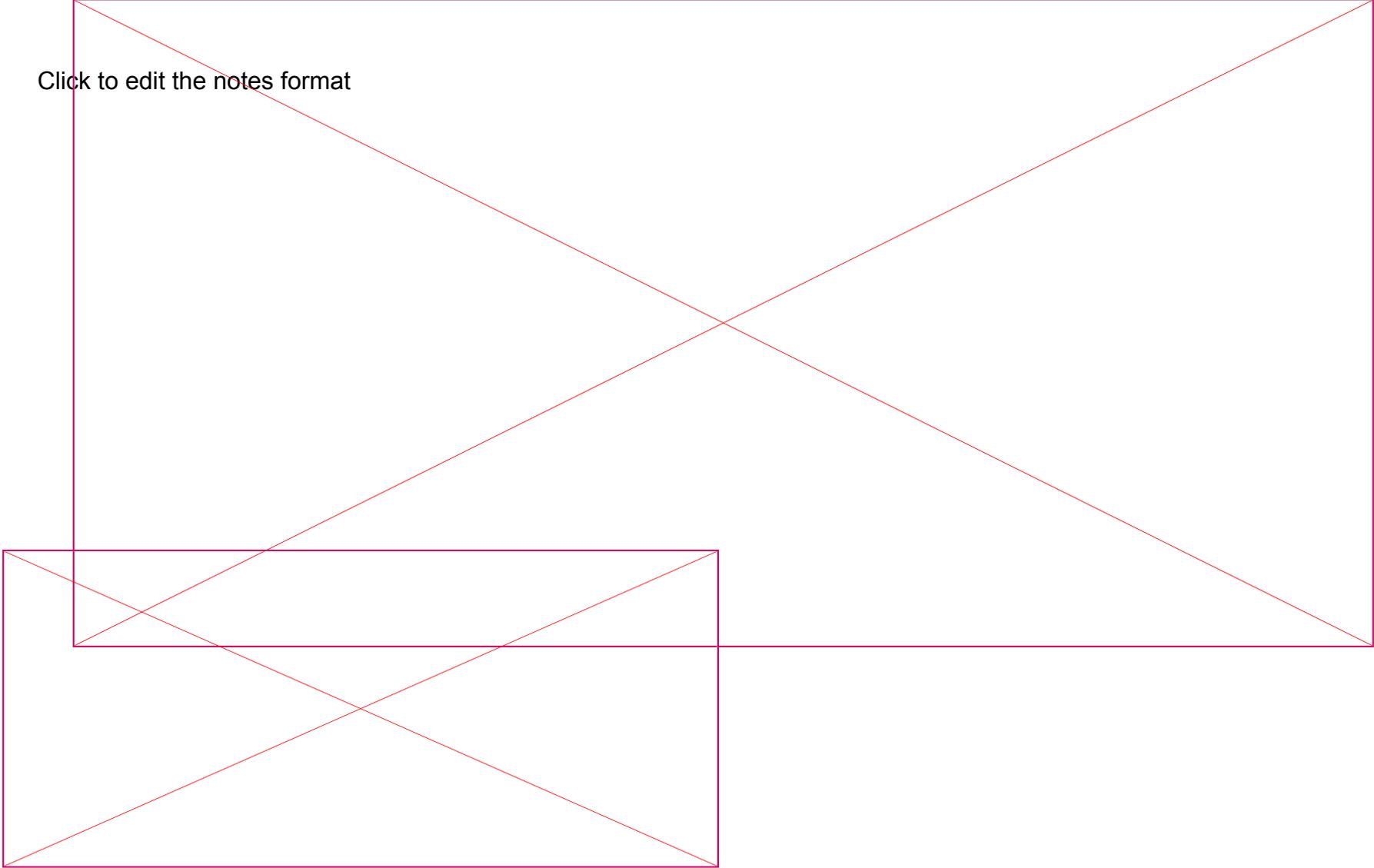
Секреторный путь транспорта белков: общая схема

Click to edit the notes format



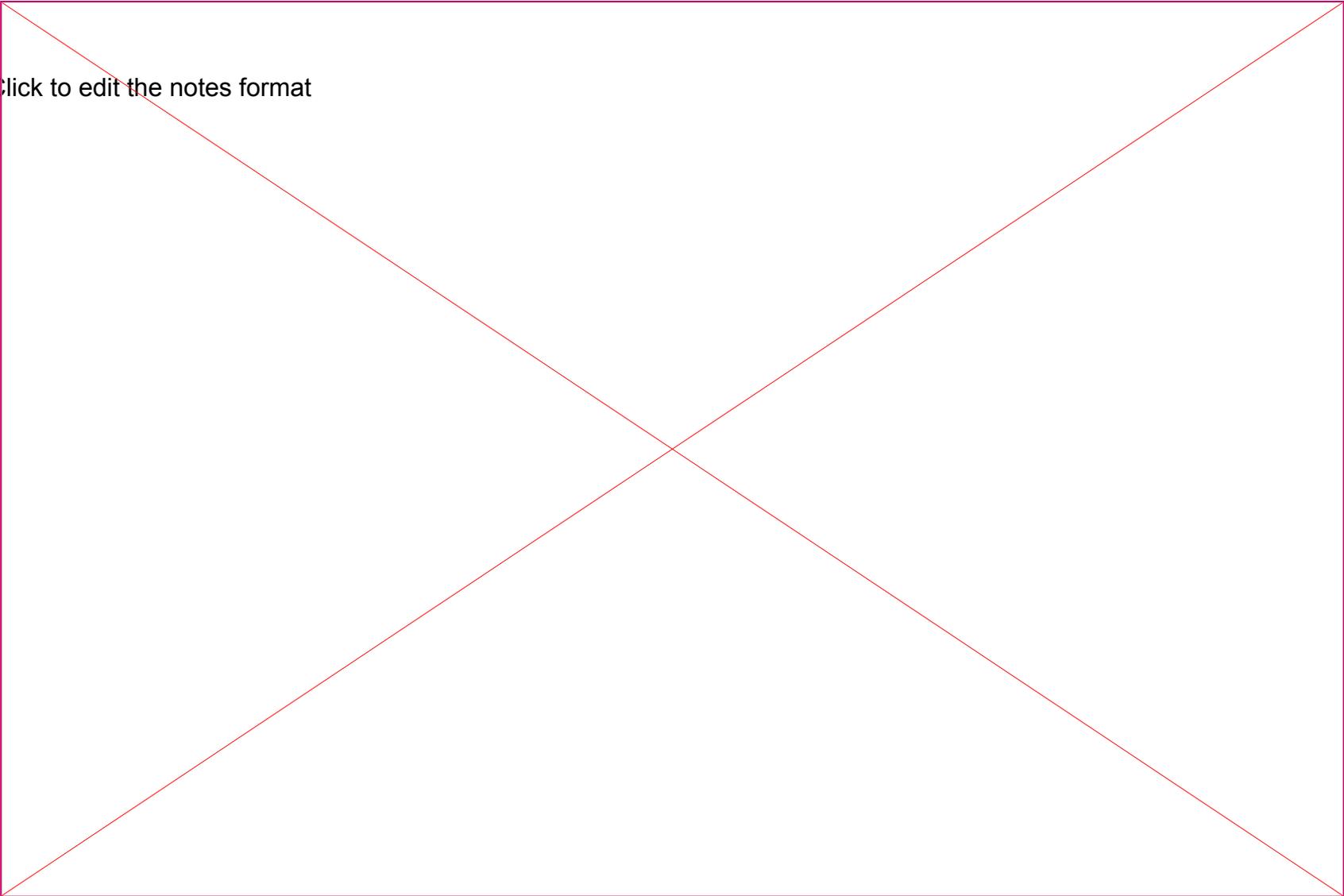
Секреторный путь транспорта белков: транспорт в ЭР

Click to edit the notes format



Секреторный путь транспорта белков: гликозилирование в ЭР

Click to edit the notes format



Клеточная стенка – это не «деревянная тюрьма» для несчастной клетки...

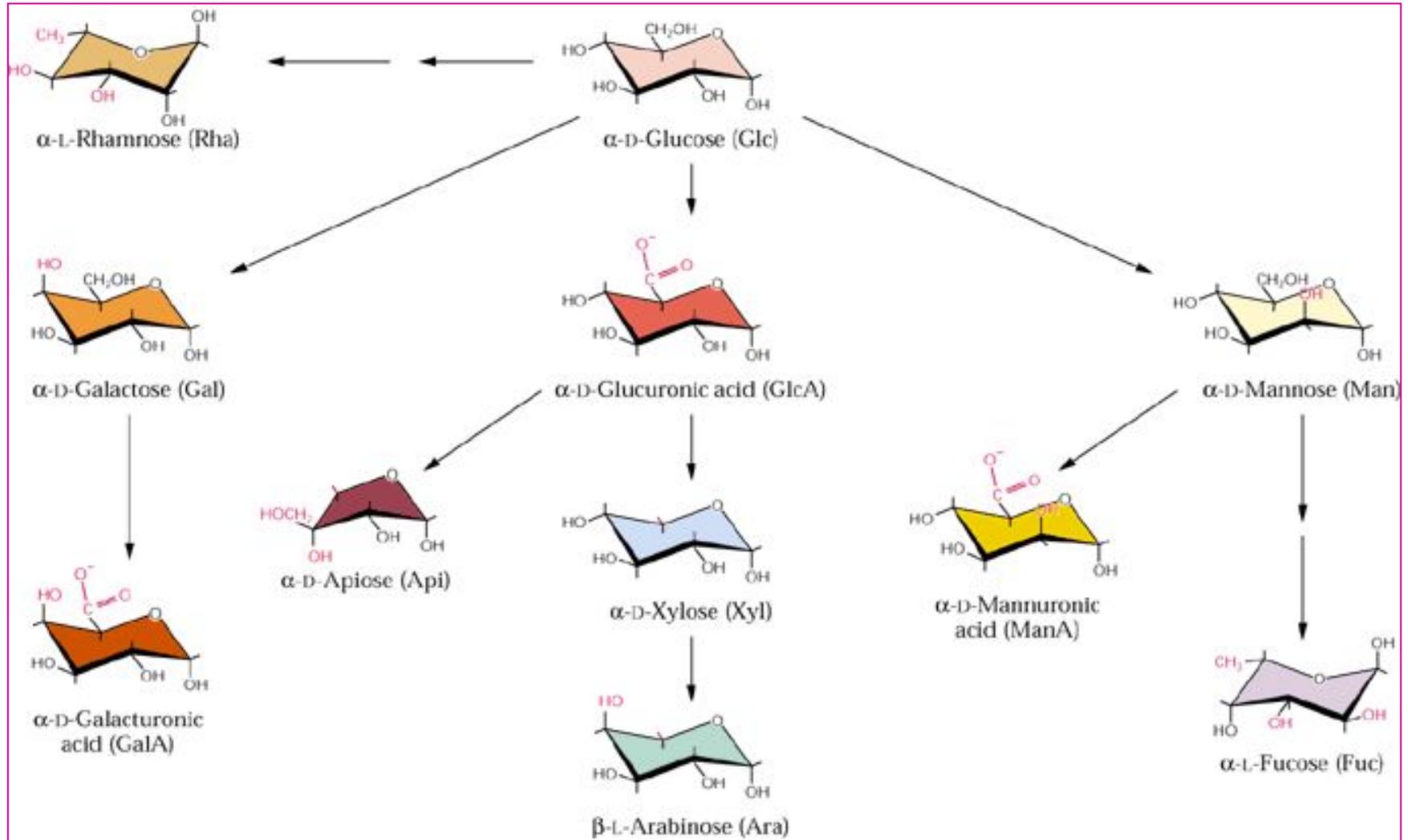
С помощью клеточной стеки клетка решает массу своих проблем:

- создание формы – внешний каркас
- водный баланс
- рост растяжением
- защита
- транспорт веществ
- сигнальные функции.

По современным представлениям, стенка растительной клетки – функциональная структура, тонко организованный сложный комплекс разнообразных полисахаридов, белков и ароматических веществ.

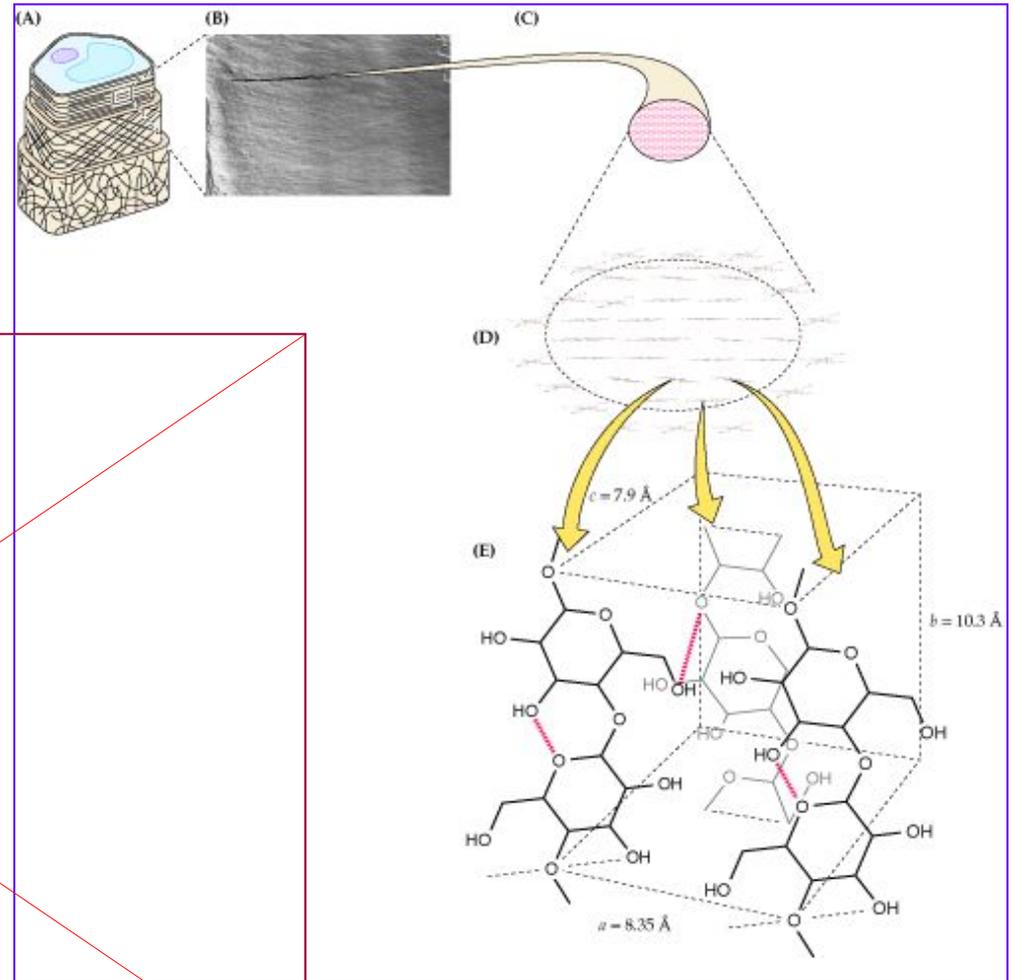
Часто представляет собой три взаимодействующих, но независимых сети полимеров.

Полисахариды клеточной стенки построены всего из 11 сахаров



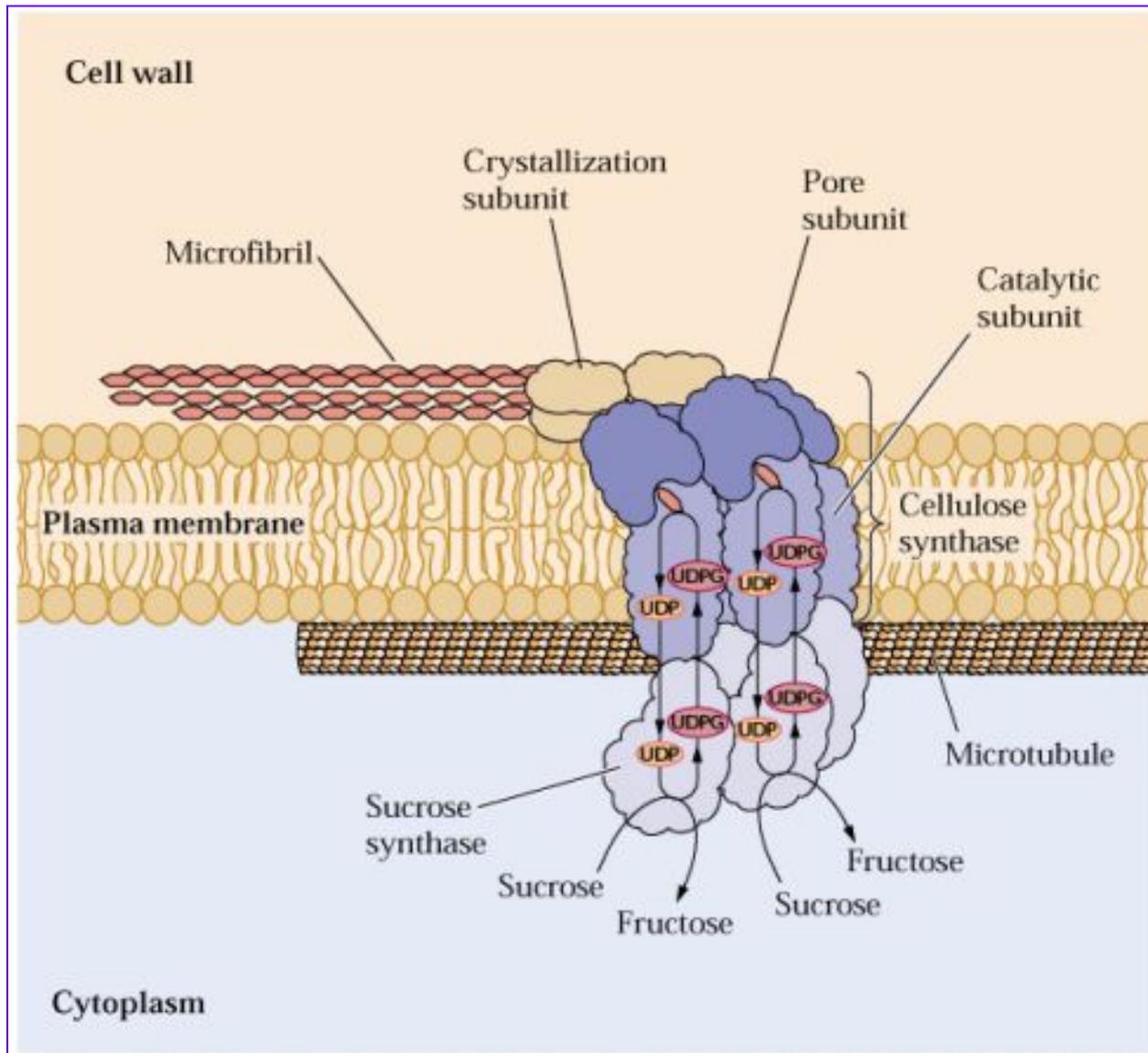
Строение микрофибрилл целлюлозы

«Ядро» - ~50 цепочек целлюлозы, кристаллическая область, 3 x 5 нм.
Вокруг «ядра» - паракристаллическая область - еще ~50 цепочек, но рыхло и H₂O в целом ~4.5 x 8,5 нм



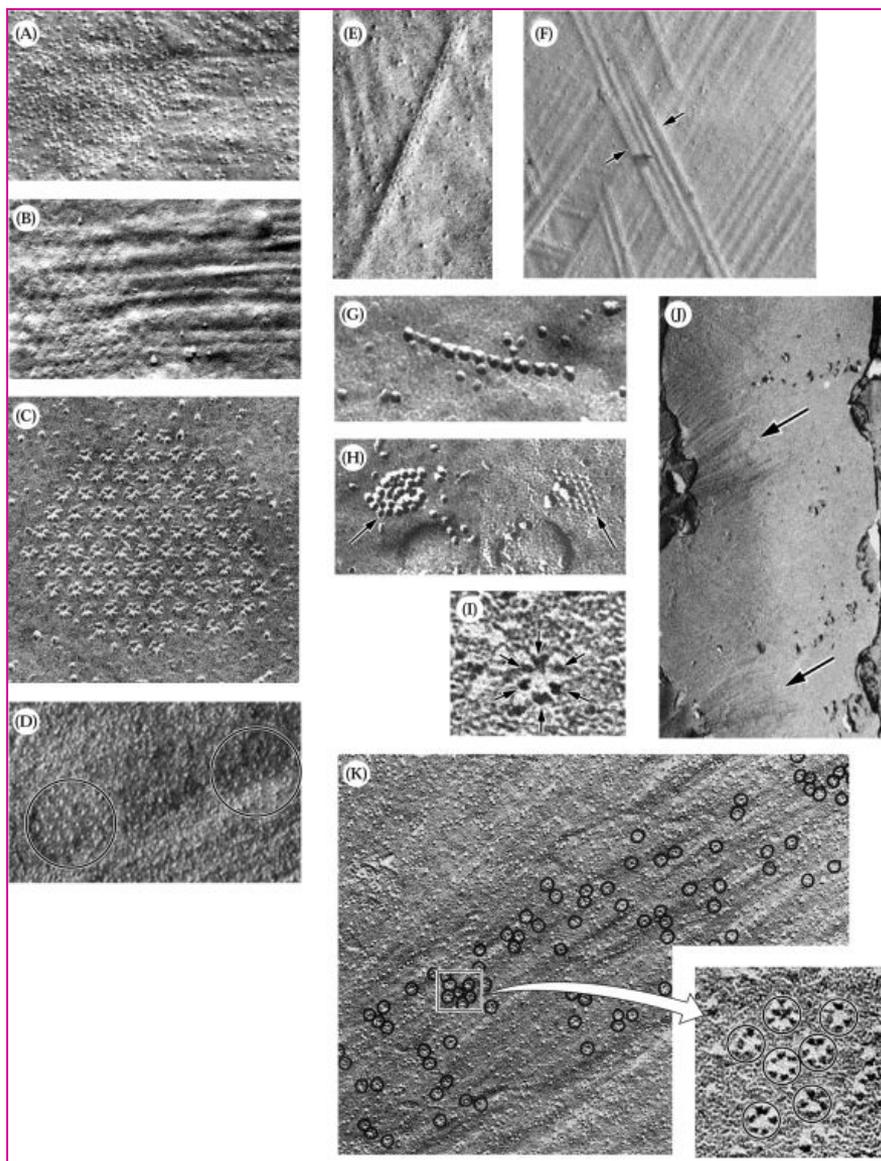
Строение целлюлозо-синтазы

Click to edit the



Электронные фотографии КС с целлюлозо-синтазой

Click to edit the notes format



Сшивочные гликаны (cross-linking glycans)

Click to
**Ксилогликаны
(ХуGs)**

**Глики со
смешанной
связью
(злаки)**

**Глукуроно-
арабиноксиланы
(GAXs)**

Фуко-ХуGs

XXXG : XXFG

(двудольные,
некоммелиноидн.)

Арабино-ХуGs

AXGG, XAGG, AAGG

Пасленовые, мята

Коммелиноидные

Ara: O-3, GlcA: O-2

Некоммелин.

Ara, GlcA: O-2

Нерегулярные ХуGs

(коммелиноидные)

Обозначения:

G: Gl

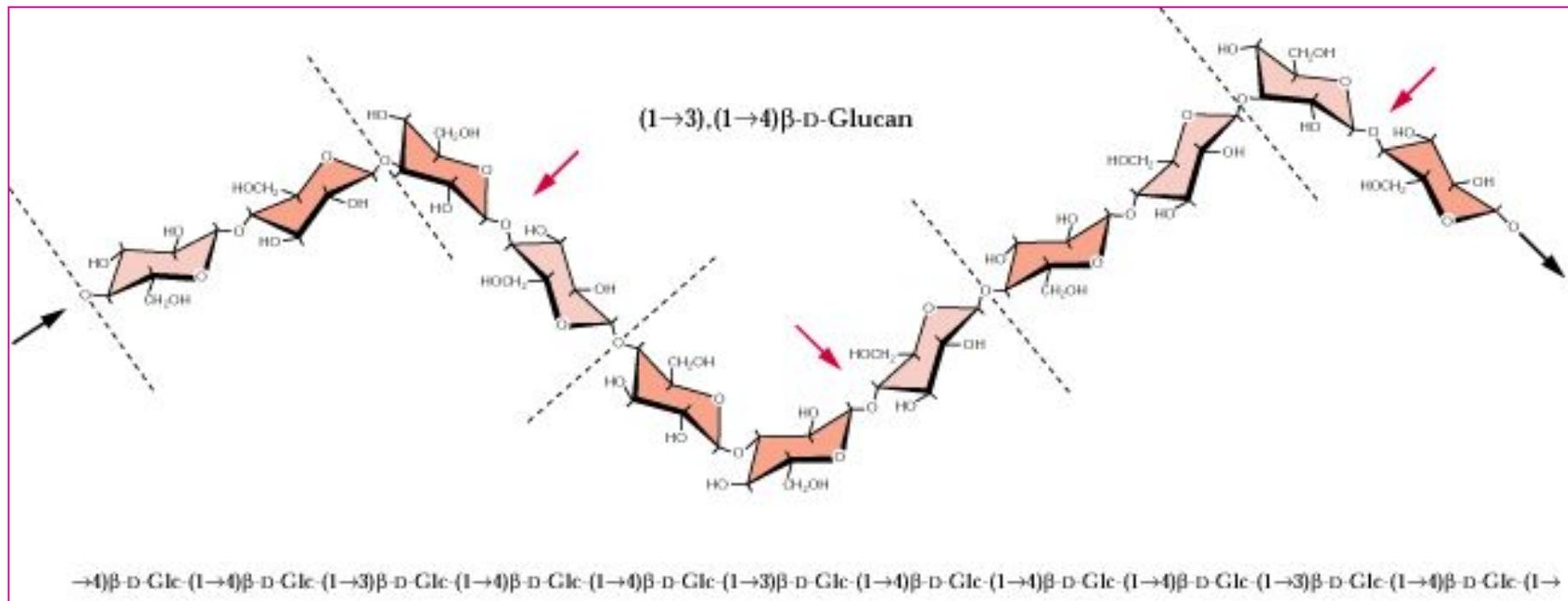
X: Gl-Xyl

L: Gl-Xyl-Gal

F: Gl-Xyl-Gal-Fuc

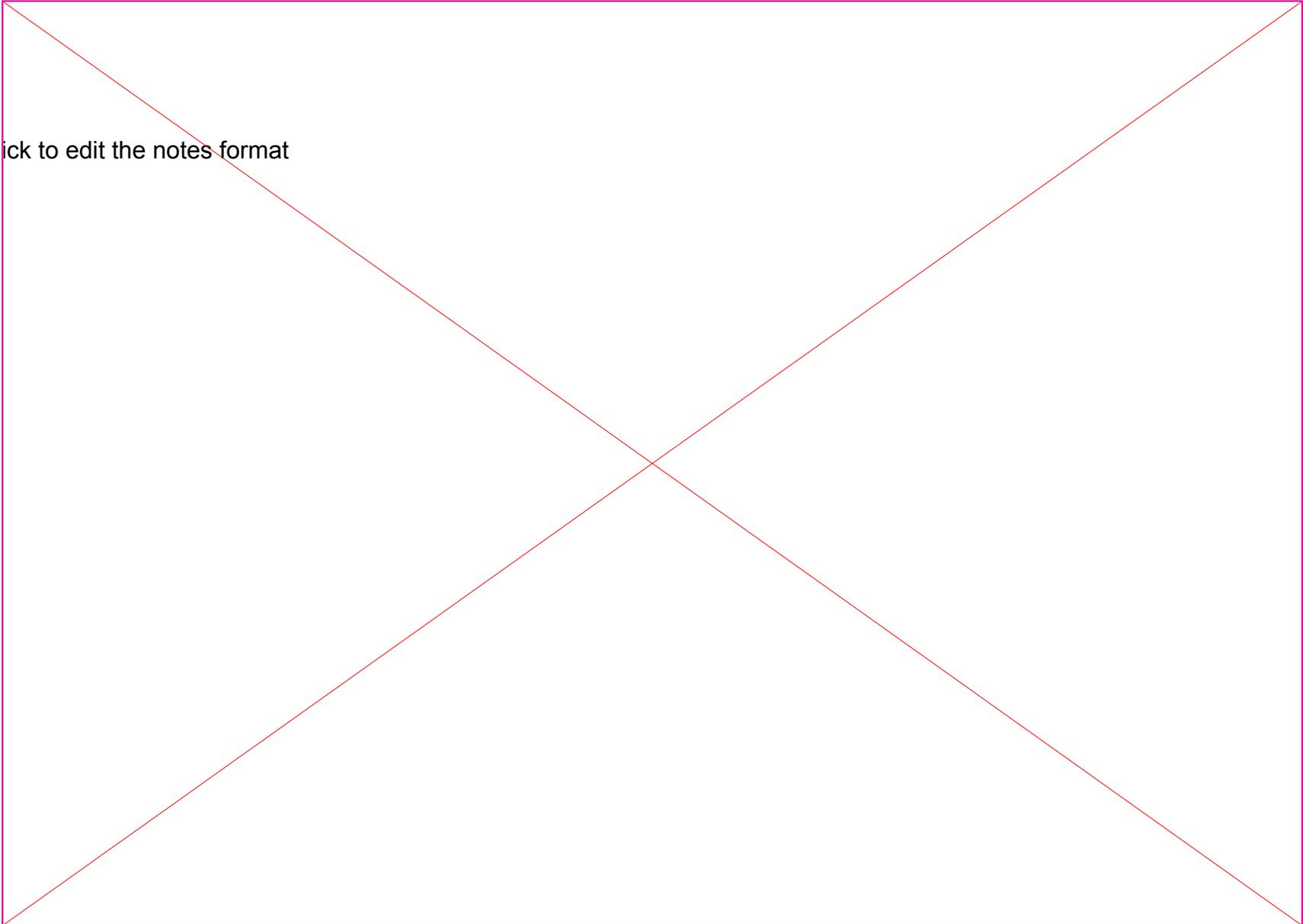
A: Gl-Xyl-Ara

Гемицеллюлозы: глюкан злаковых



Состав гемицеллюлоз у представителей разных таксонов

Click to edit the notes format



Пектины

Галактуронаны

Рамногалактуронаны

Гомогалактуронаны

Ксилогалактуронаны

Рамногалактуронаны I

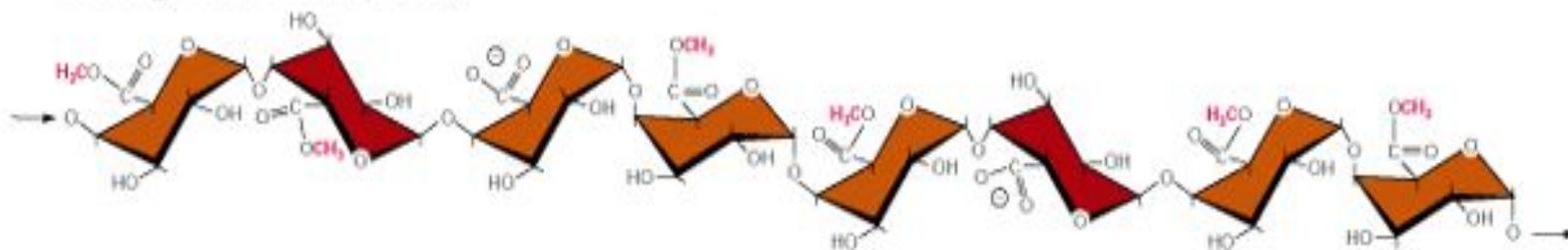
Рамногалактуронаны II

Click to edit t

Пектины: галактоктуронаны (гомо- и ксило-галактуронаны)

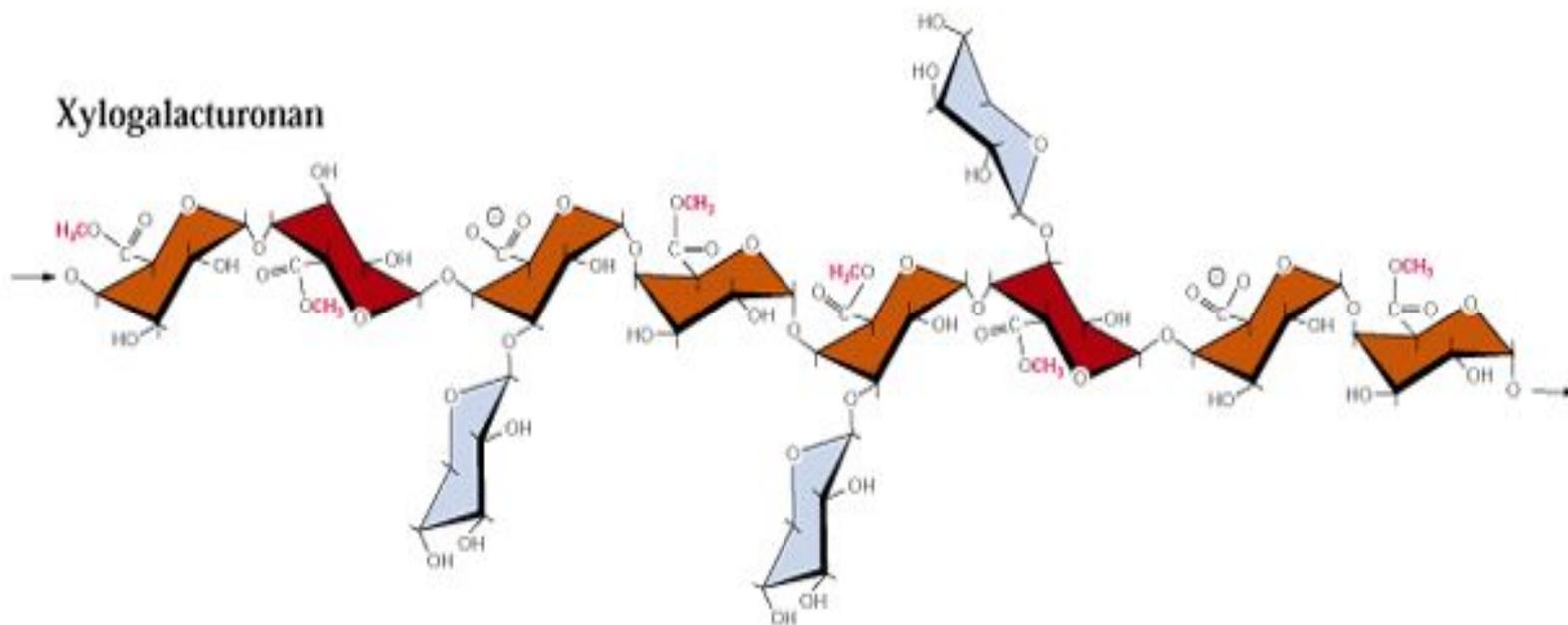
Homogalacturonan (HGA)

(A)



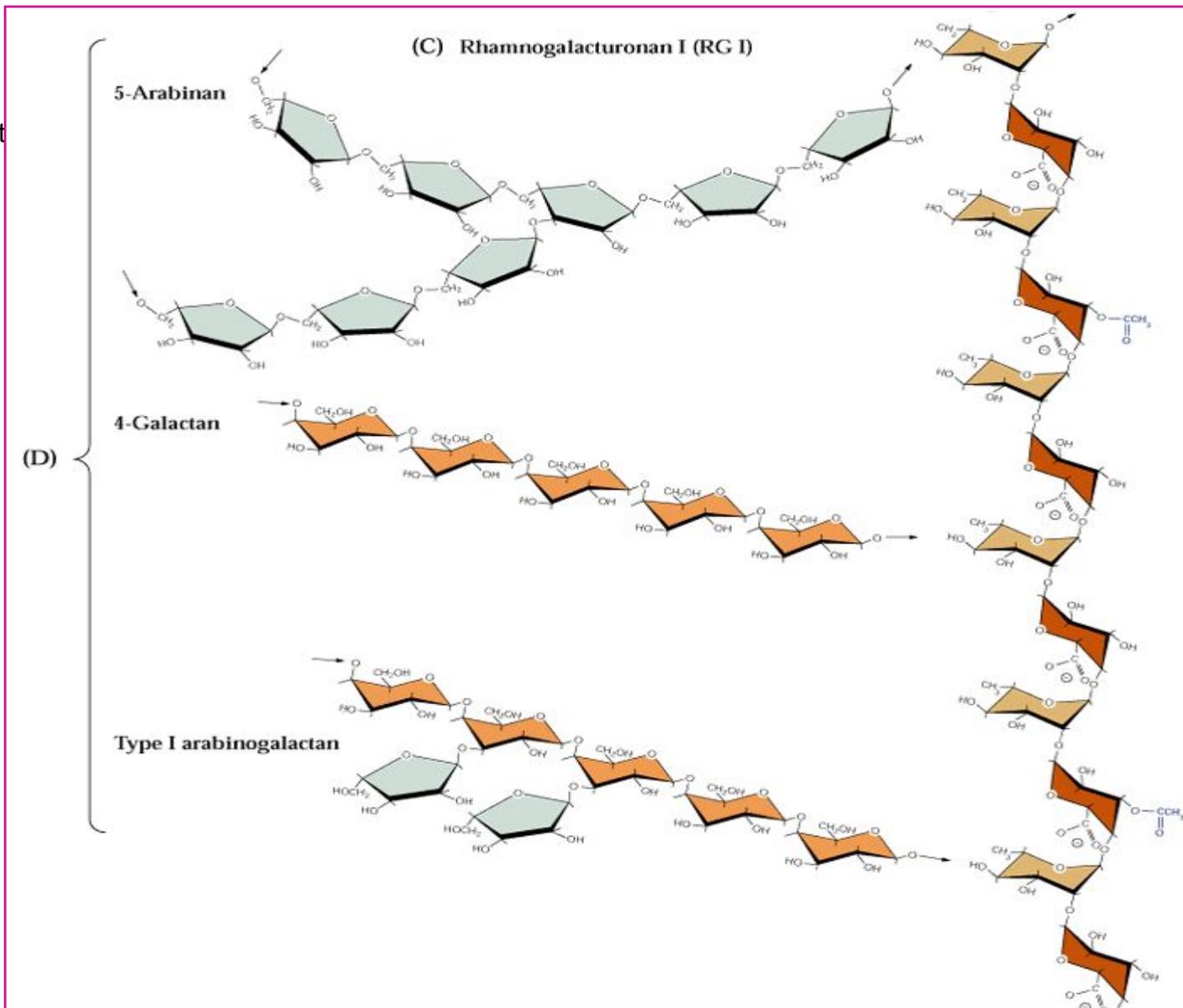
Xylogalacturonan

(B)

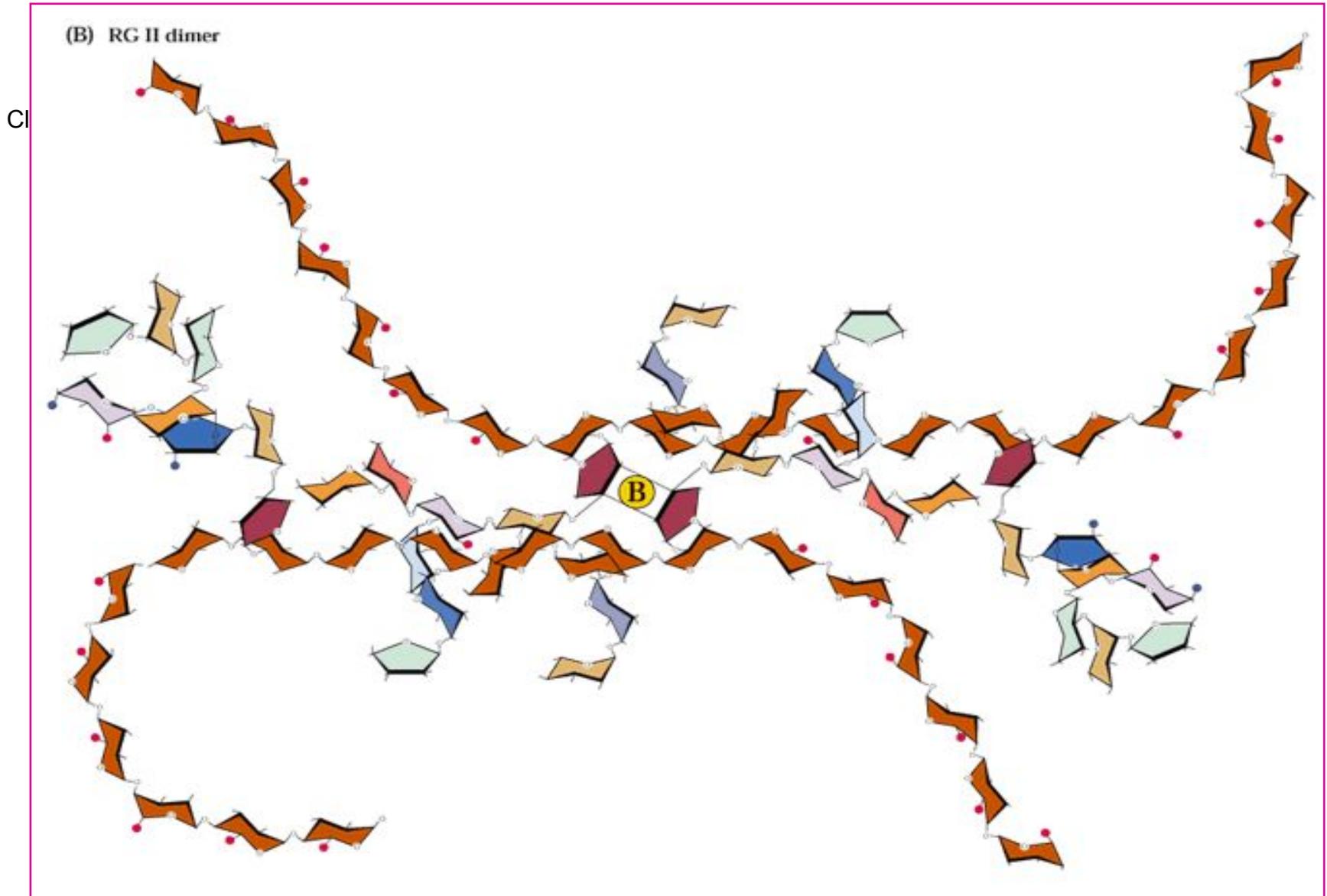


Пектины: рамногалактуронаны I гетерополимер: линейная цепь из чередующихся остатков GalA и Rha с различными боковыми фрагментами)

Click to edit t

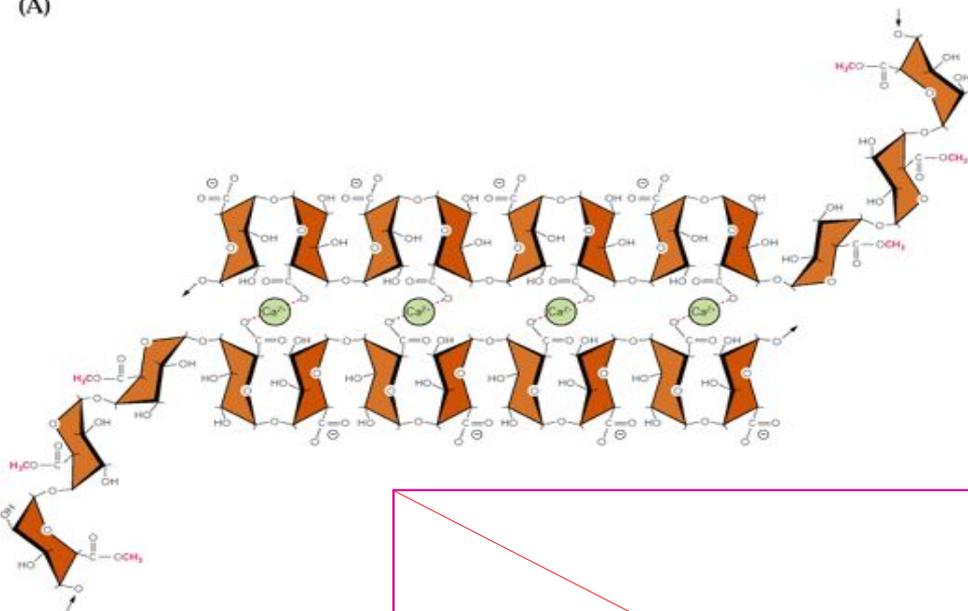


**Пектины: димер рамногалактуронана II мономеры RGI 4200kDa связаны
диэфирными связями остатками апиозы через бор)**



«Замковые зоны» пектиновой сети

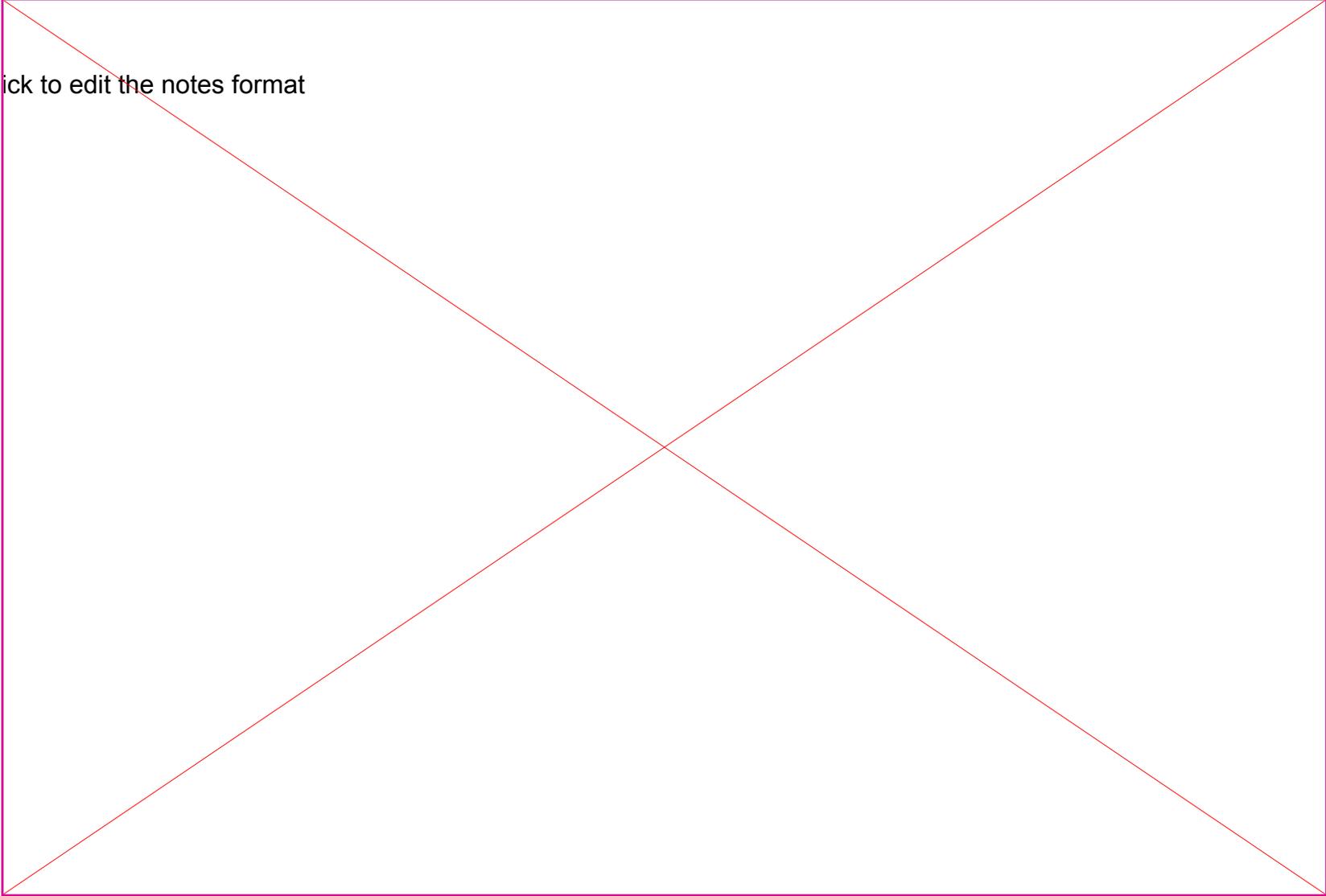
(A)



Синтез пектинов – В АГ в метоксилированном виде. Пектин-метил-эстераза (PME) избирательно отщепляет Met.

Пектины: зоны «Ca²⁺-застежек» и количество нейтральных боковых цепочек RGI регулируют размер пор клеточной стенки

Click to edit the notes format



Пектины: функциональная сеть клеточной стенки

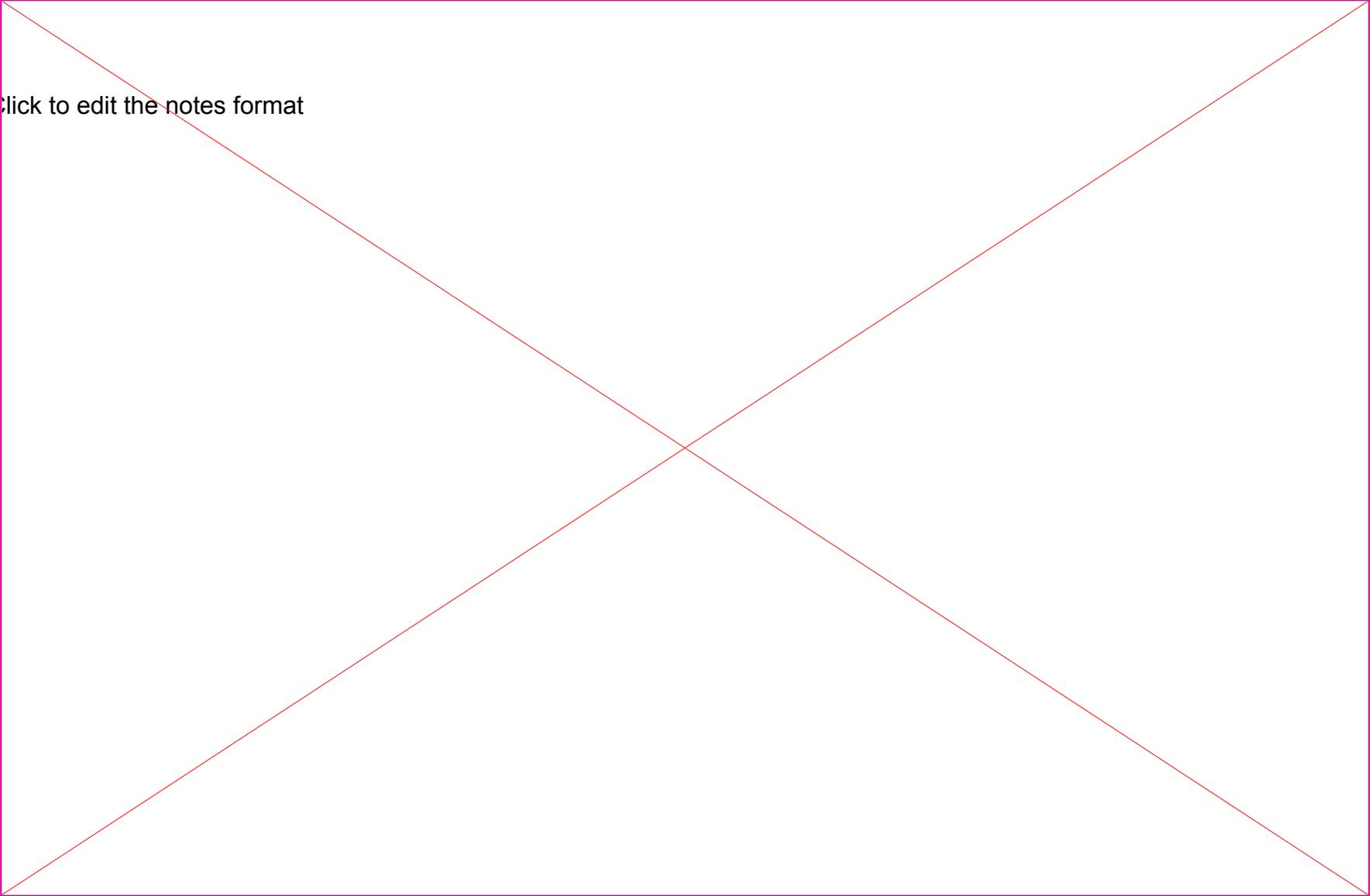
Click to edit the

Функции пектинов:

- **определяют размер пор КС**
- **определяют поверхностный заряд КС**
- **адгезионные свойства КС**
- **ионнообменные свойства КС**
- **формирование срединной пластинки**
- **фиксирование ферментов КС**
- **депо Са²⁺**

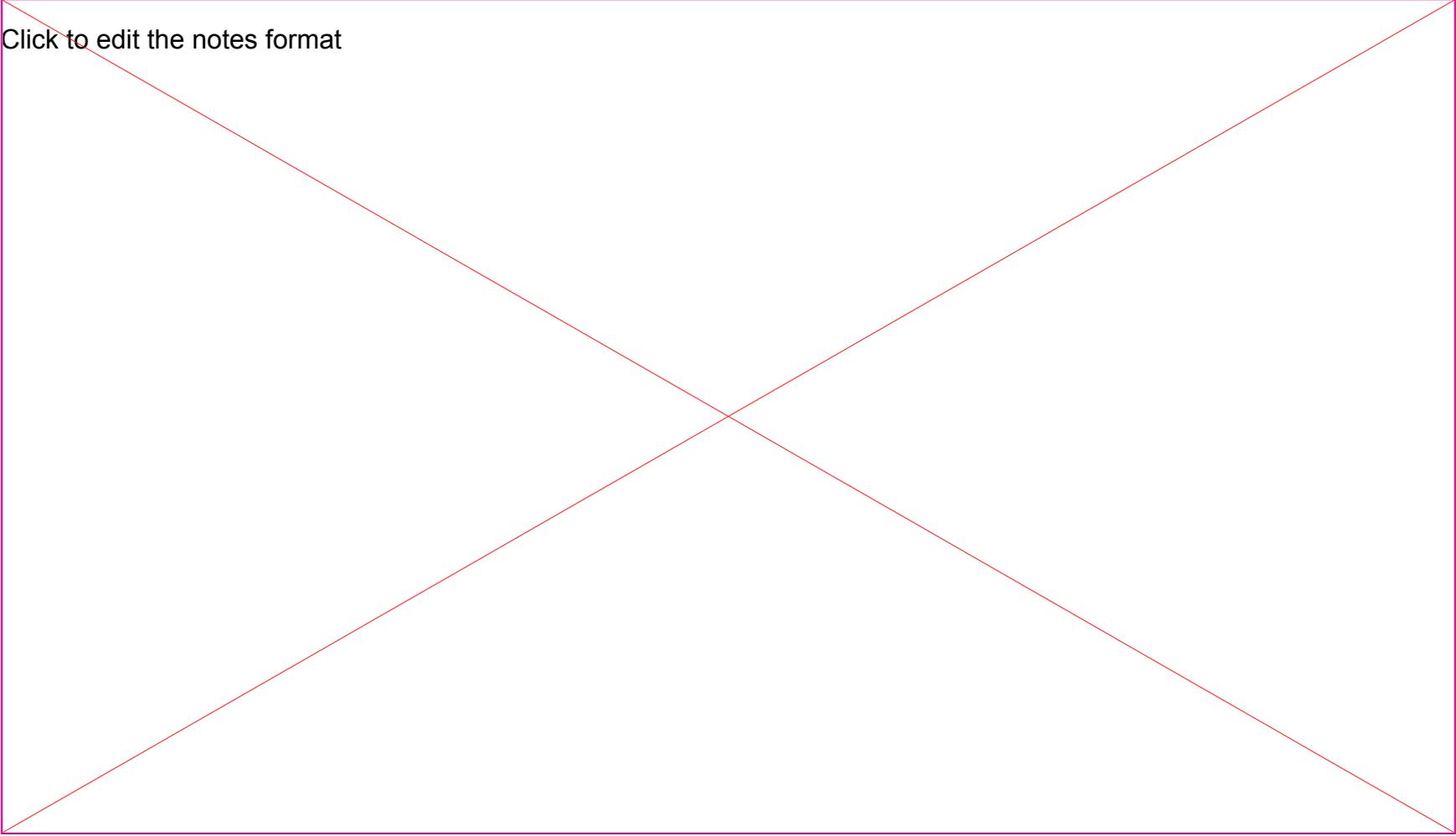
Структурные белки клеточной стенки: HGRPs, PRPs, GRPs (гидроксипролин-, пролин- и глицин- обогащенные)

Click to edit the notes format



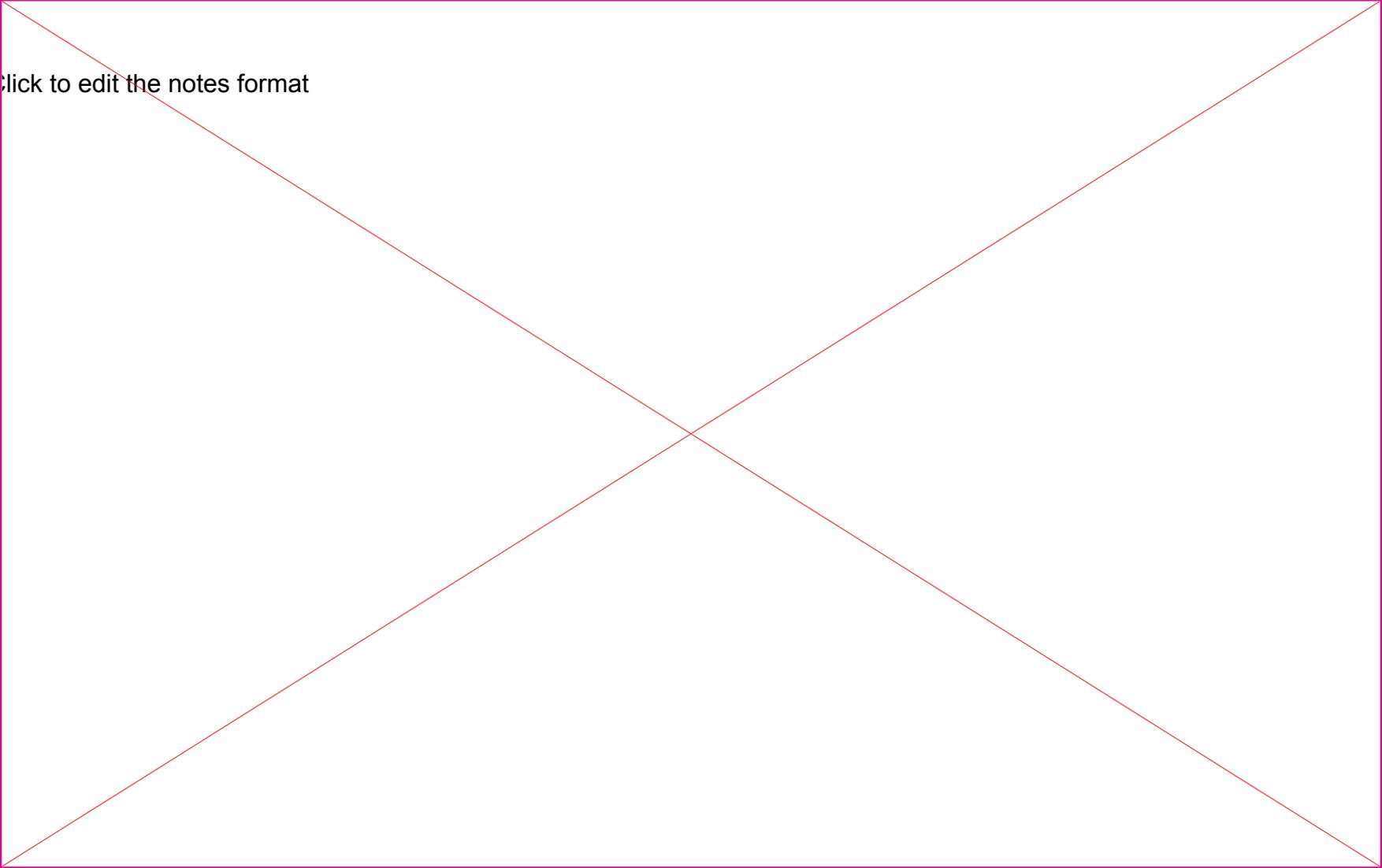
Структурные белки клеточной стенки: AGPs (арабино-галактановые белки - протеогликаны).

Click to edit the notes format



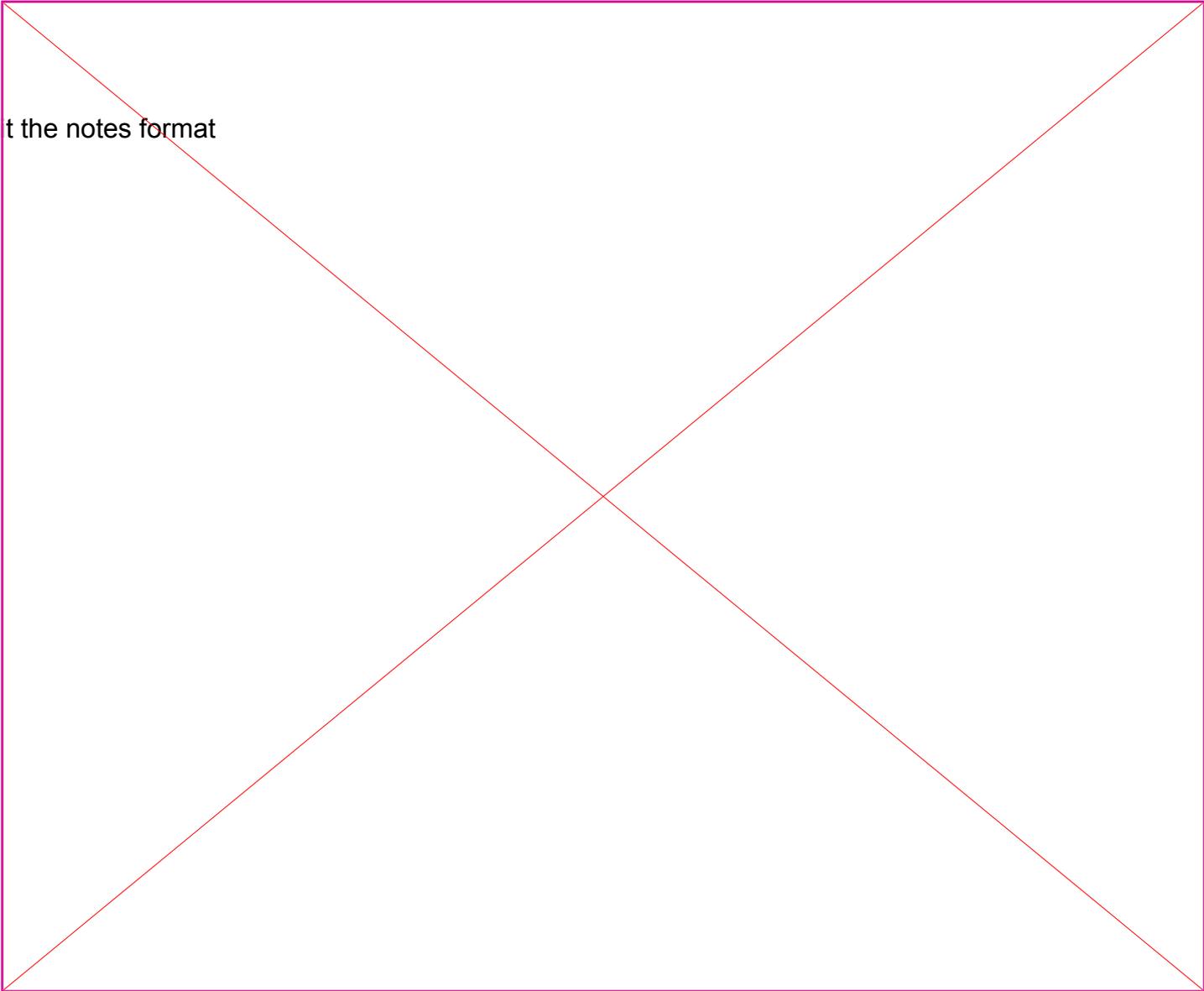
**Структурные белки клеточной стенки:
AGPs (арабино-галактановые белки - протеогликаны).**

Click to edit the notes format

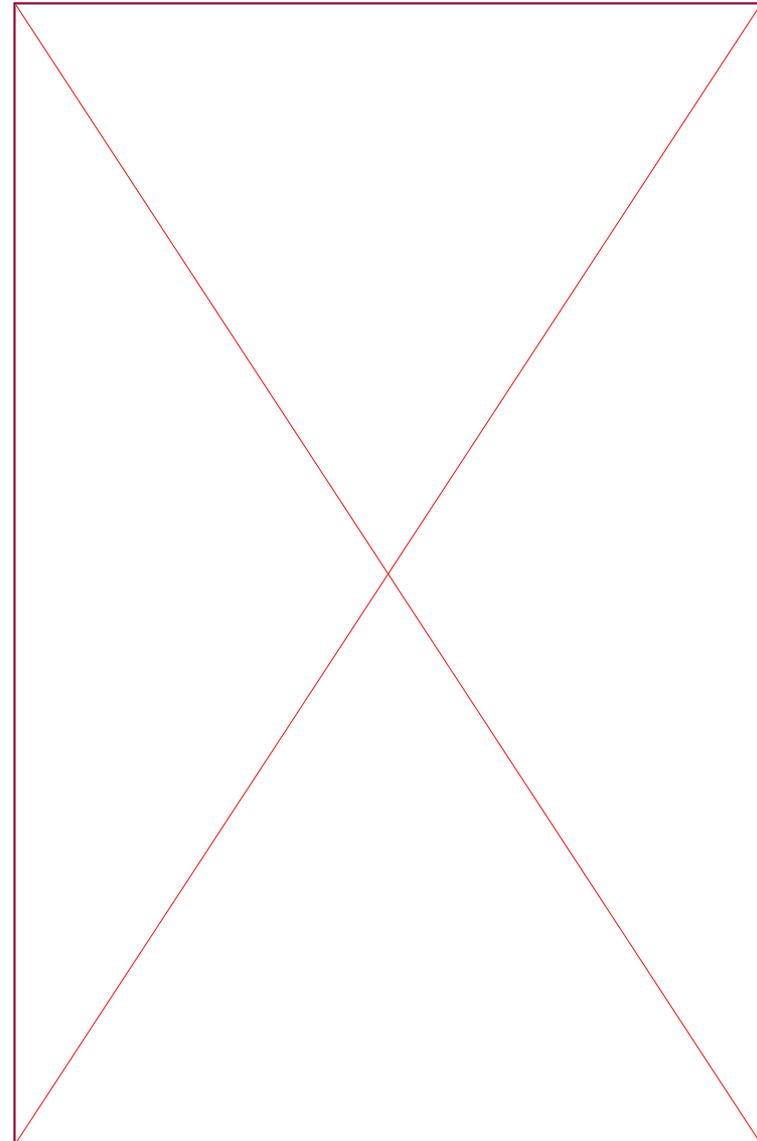
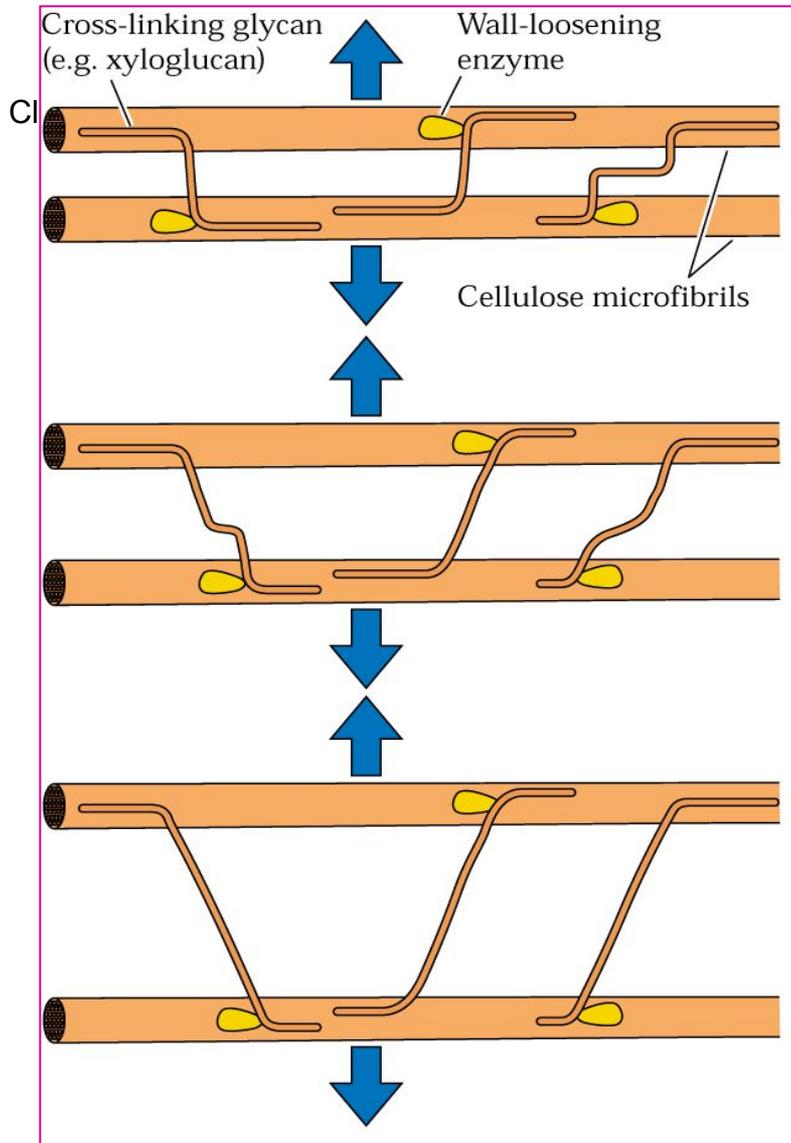


Трёхмерная модель двух типов клеточной стенки: тип I (двудольные) и тип II (коммелиноиды)

Click to edit the notes format

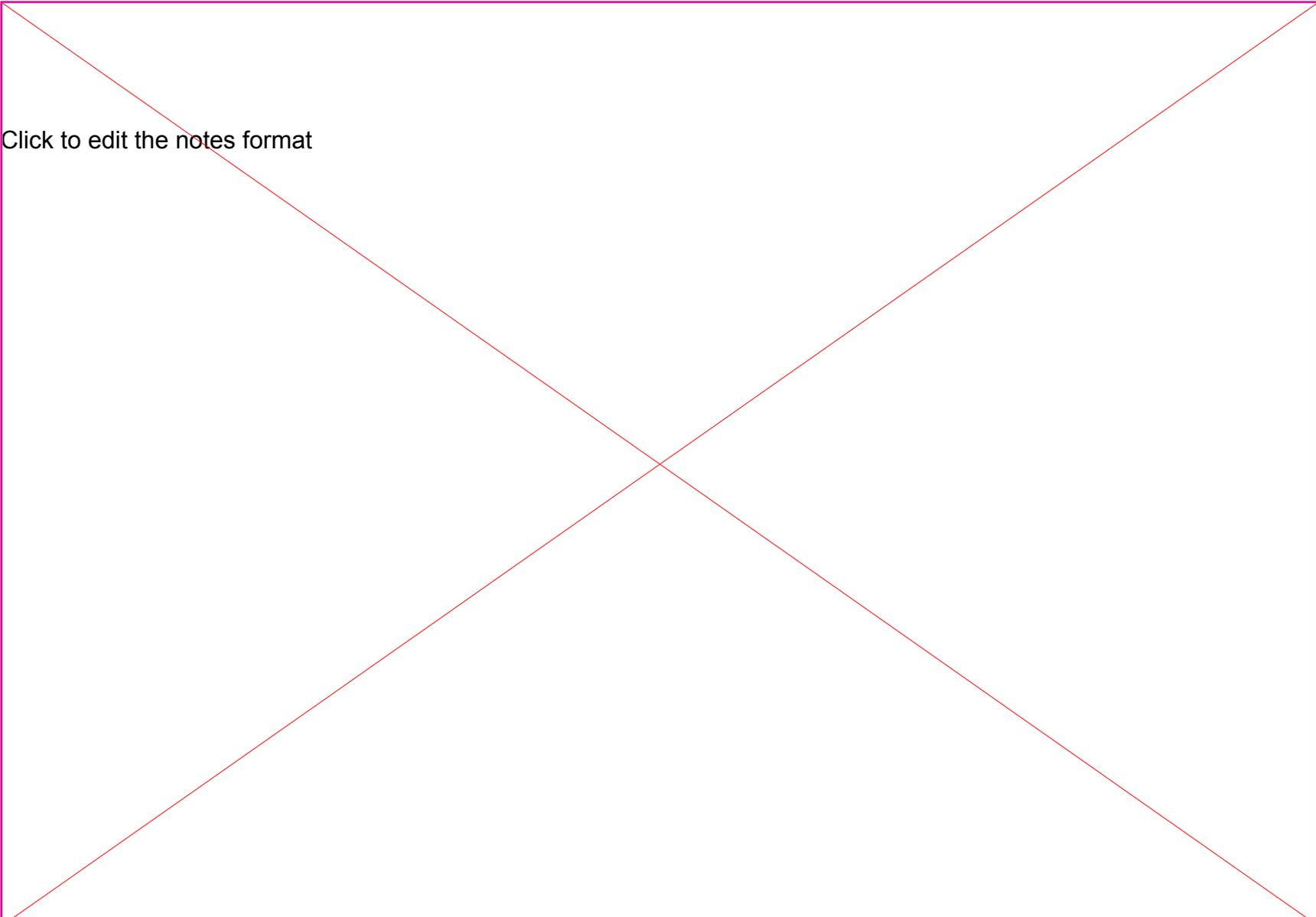


Возможное участие ХЕТ (ксилоглюкан-эндотрансгликозилазы) и экспансина в росте клеток растяжением



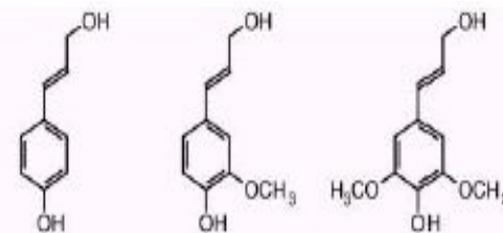
Лигнины: фенилпропаниодная сеть вторичных клеточных стенок

Click to edit the notes format



Образование лигнина:

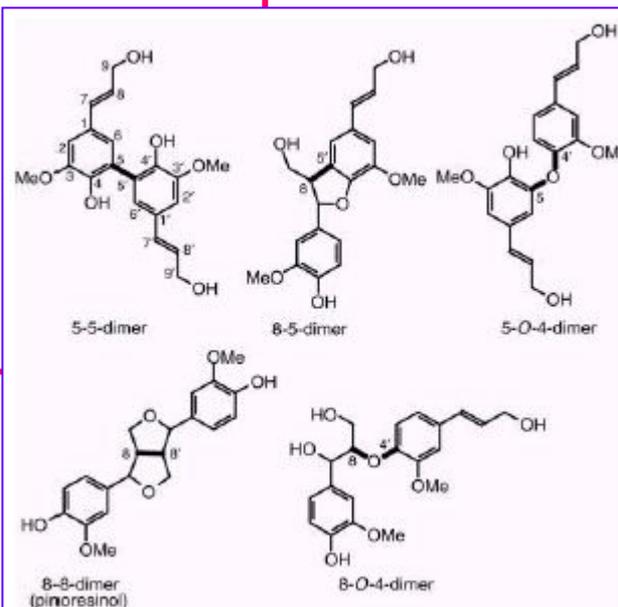
окислительная конденсация фенолпропаноидов случайным образом.



p-coumaryl alcohol

coniferyl alcohol

sinapyl alcohol



5-5-dimer

8-5-dimer

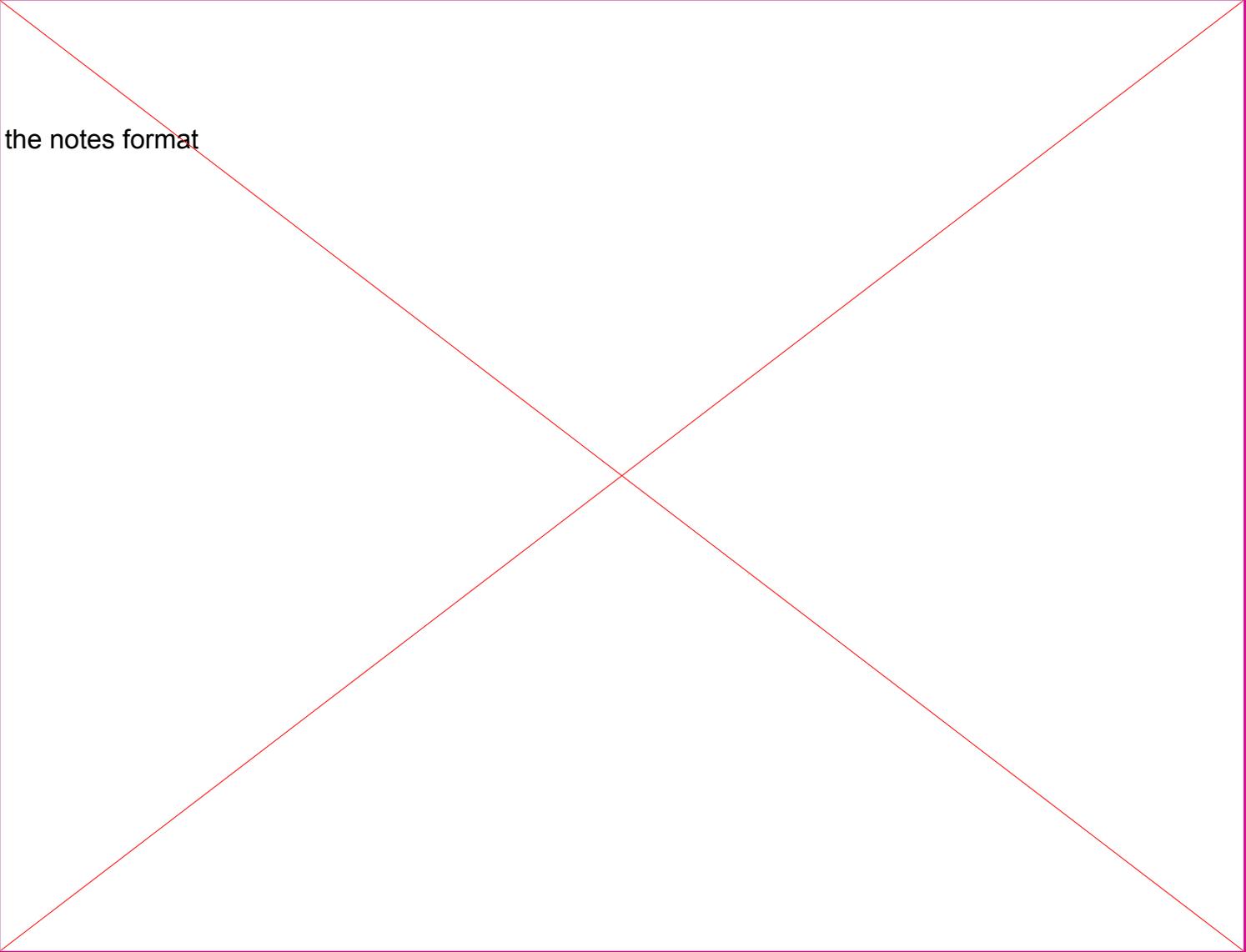
5-O-4-dimer

8-8-dimer
(pinoresinol)

8-O-4-dimer

Образование лигнинов: целенаправленная конденсация мономеров.

Click to edit the notes format



Некоторые особенности плазмалеммы

Структурные: зависимость состава от типа клетки

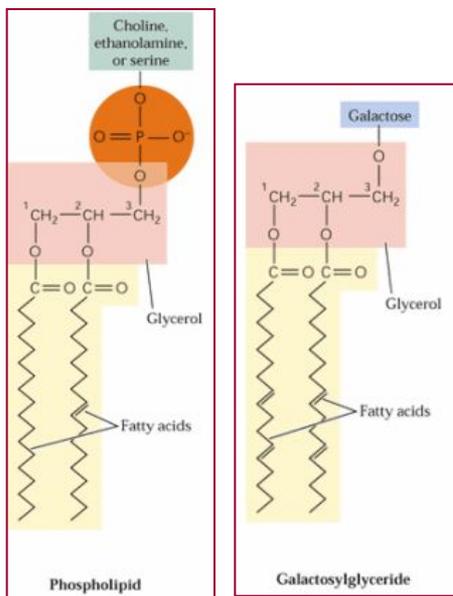
- основные ЖК: пальмитиновая (16:0), олеиновая (18:1, Δ^9), линолевая (18:2, $\Delta^{9,12}$); линоленовая (18:3, $\Delta^{9,12,15}$); стеариновой (18:0) практически нет, арахидоновой (18:4) у семенных растений нет.
- другая схема десатурации ЖК – от Δ^9 к ω -концу (Δ^{12} , ω^3)
- обычно очень мало холестерина – вместо него фитостерины (сито-, стигма- и кампестерин) – в том числе в виде гликозидов и ацилов.
- наличие особых белков: контакты с КС (прежде всего арабиногалактановых), синтез и аранжировка КС

Функциональные:

- $\Delta\Psi \sim 100 - 250\text{mV}$ – выше, чем у животной клетки
- протонная энергетика (H^+ -АТФ-за р-типа)
- формирование плазмодесм
- нахождение под постоянным «давлением» за счет тургора.

Фитостерины, диацилглицериды и варианты «заякоривания» белков в мембранах

Click to edit the notes format

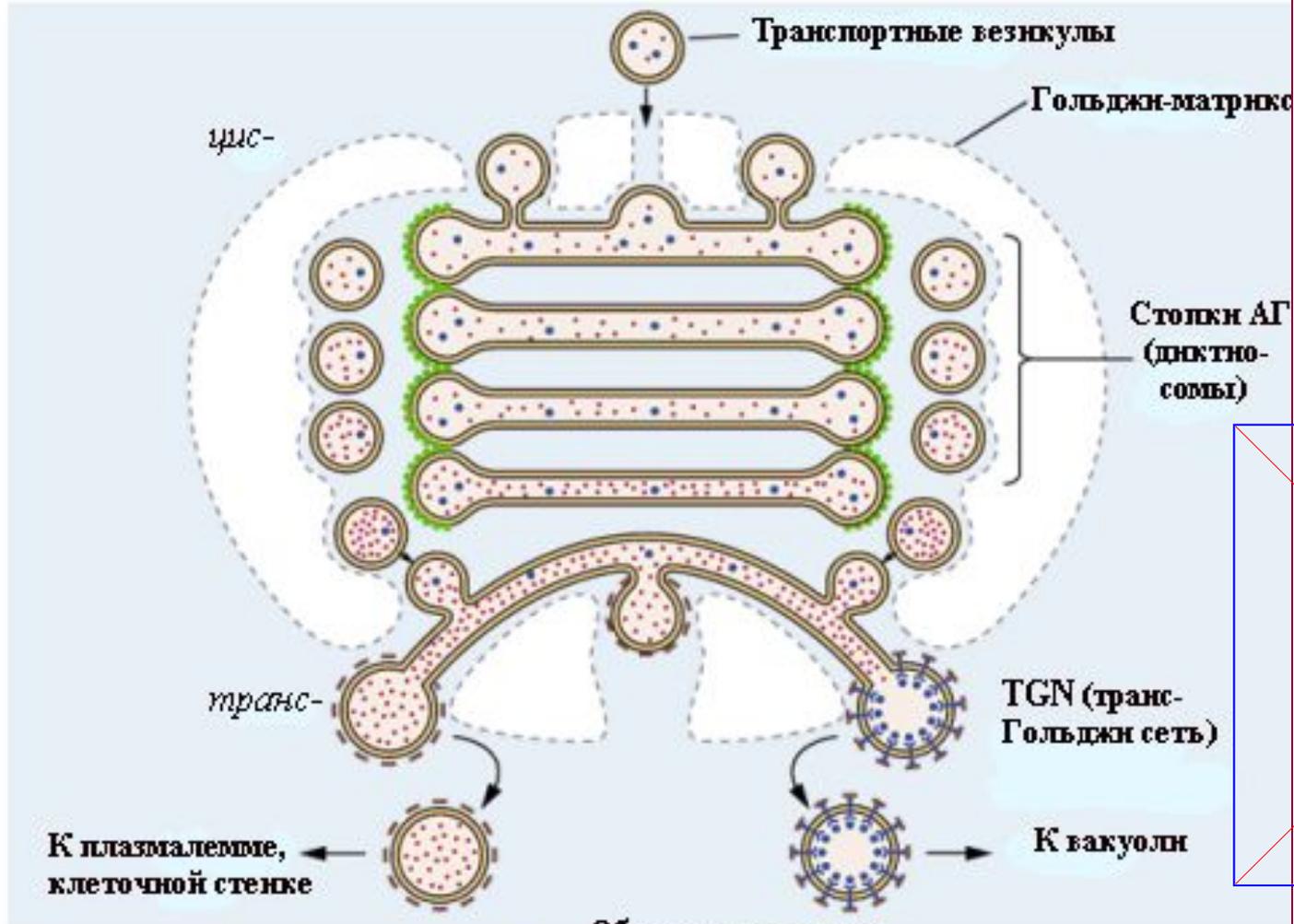


**Фосфолипиды
(плазмалемма)
Гликозилглицериды
(пластиды)**

Click to edit the notes format

Структура растительного аппарата Гольджи

(A)



Оболочки везикул:

1. COP (белками оболочки - coat protein)
2. Везикулы без белкового покрытия
3. Клатринном (окаймленные везикулы)

Везикулярный транспорт, типы везикул

Click to edit the notes format

COPII – транспорт от ER к Гольджи, **COPI** – «ретроградный» транспорт - от Гольджи к ER
Окаймленные - формирование превакуолярного компартмента от *транс*-Гольджи или плазмалеммы (эндоцитоз). **Без белкового покрытия** – от *транс*-Гольджи к мембране (экзоцитоз), а также от превакуолярного компартмента к литическим вакуолям.

Синтез ксилоглюканов (А) и пектинов (В) проходит в разных компартментах АГ

Click to edit the notes format

До сих пор
неясно как
работает АГ.
Две модели:
1. «Везикулы
– челноки»
Цистерны
неподви□□□Ї
жбиеЭ0взщєє
□вѳ·Λ0у –
≡еѡкП'улбЙ
и□□□& □Кк蓋
∧Цли Нагп
萊R□吳
≈L3≈Yи滕_□
□蓑
цѳт□R膜к□J
s□□□滕呀b著
T^sц□C^D_{C3}
給 PкПтригн
o
wчплюнуG_x0

Click to edit the notes format

Click to edit the notes format

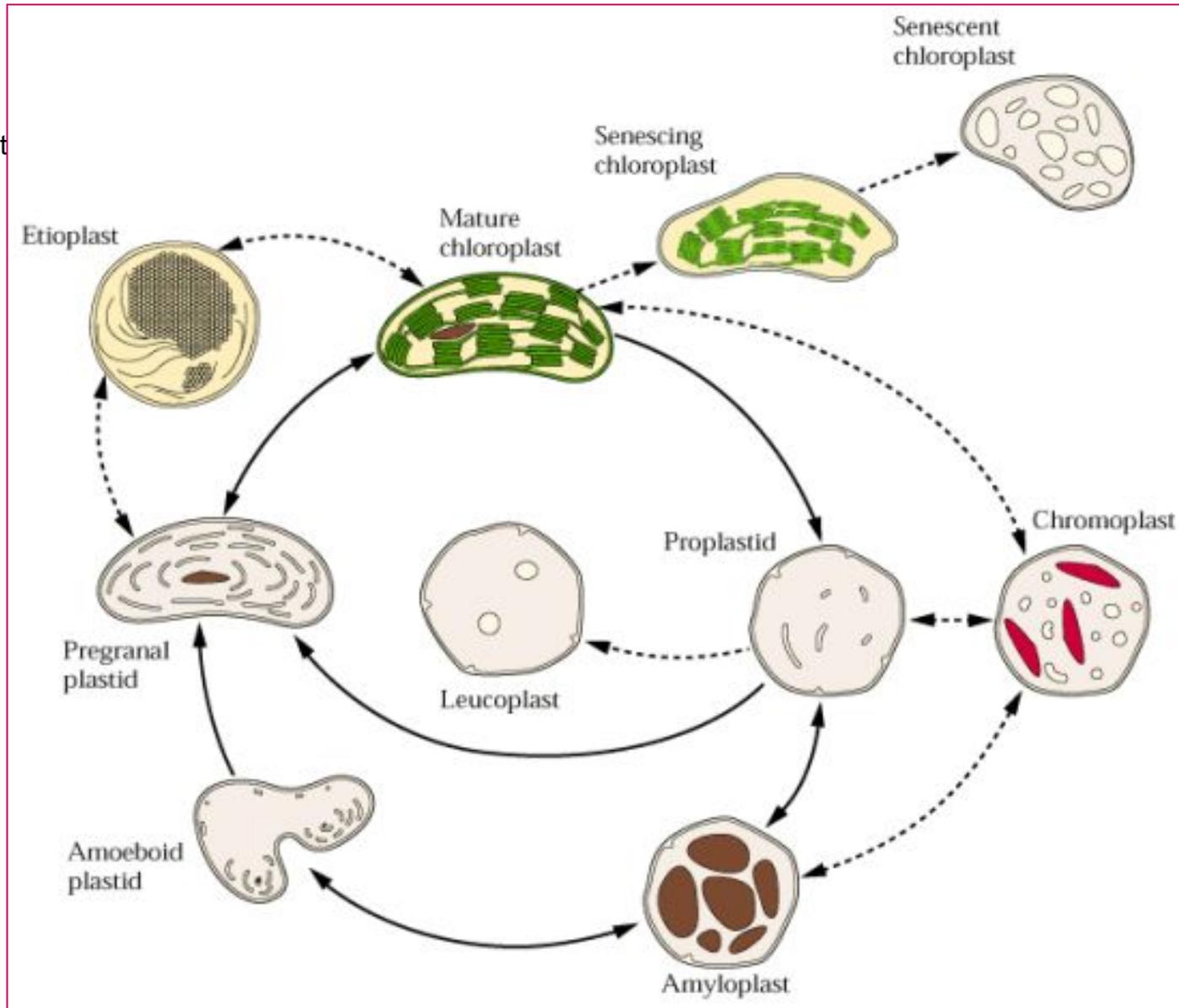
Click to edit the notes format

Некоторые особенности ядерного генома растений

- **Размер:** от $\sim 10^8$ тпн (*Arabidopsis*) до 10^{10} (бобы) – 10^{11} (*Fritillaria*) тпн
- **Большое количество повторов** – до 70% (горох).
Низко- и средние – до 1000 копий, высоко- до 1 000 000 копий
- **Теломерная ДНК** (для растений: повторы TTTTAGGG) **есть не всегда**
- **Большое количество генов с высокой гомологией бактериальным** (до 50% по аминокислотному составу белка)
- **Более высокий уровень метилирования** (30% цитозинов генома пшеницы, у животных – не более 7%). Другая схема метилирования – не только CpG, но и CpXpG, возможно метилирование по A.
- **Измененные сигналы полиаденилирования** (часто их два – FUE: UUGUA, -80-190 нукл. от места поли-A, NUE: AAUAAA, - 40 н.
- **Codon usage:** разная эффективность использования разных триплетов
Однодольные «предпочитают» ХХС/Г, часто - ХСГ и редко – ХТА (в сравнении с двудольными видами).
- **Два типа транспозонов:** ретротранспозоны (вероятно, остатки ретровирусов) и ДНК- транспозоны, преимущественно у с/х растений

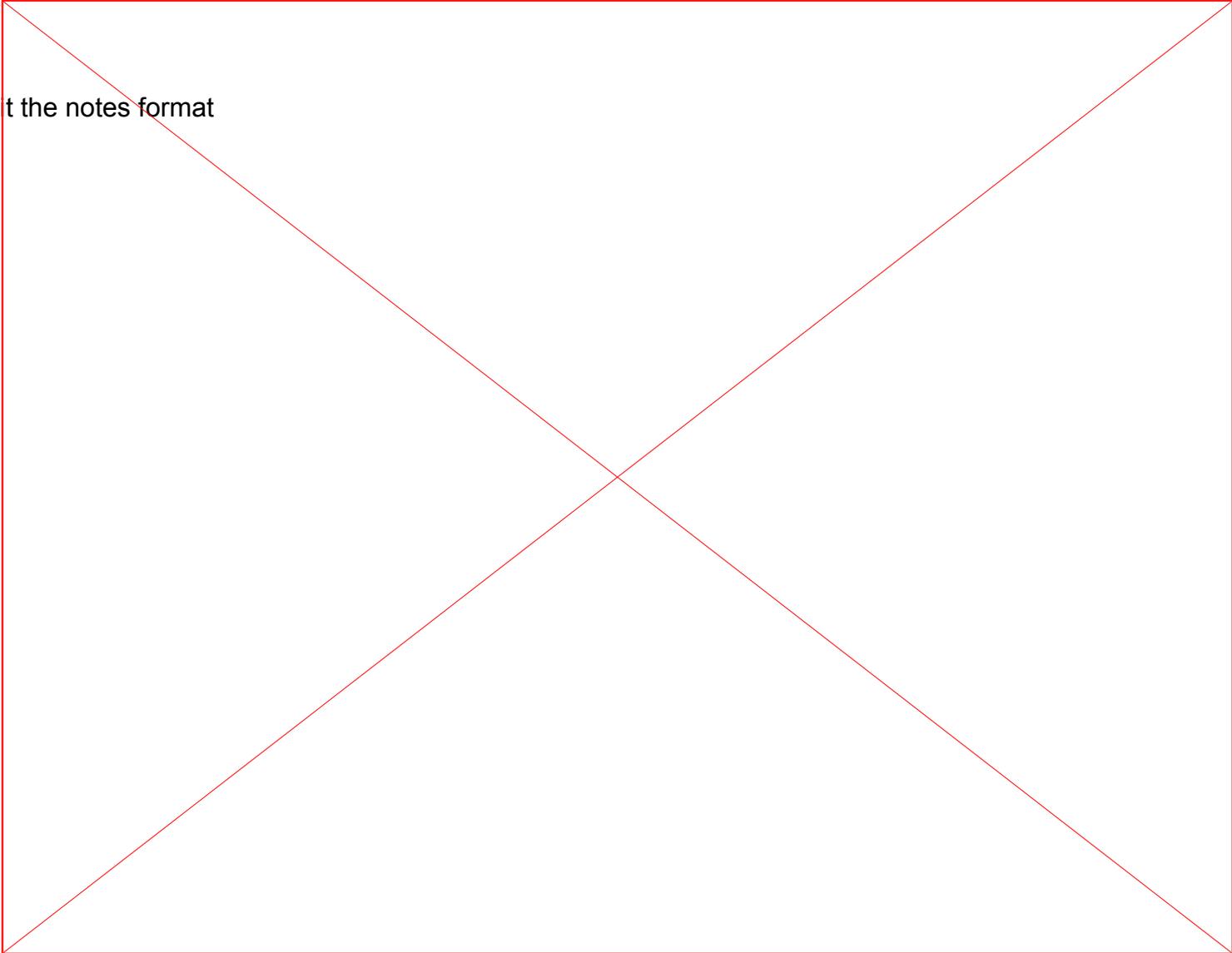
Взаимопревращения пластид контролируются ядерным геномом

Click to edit t



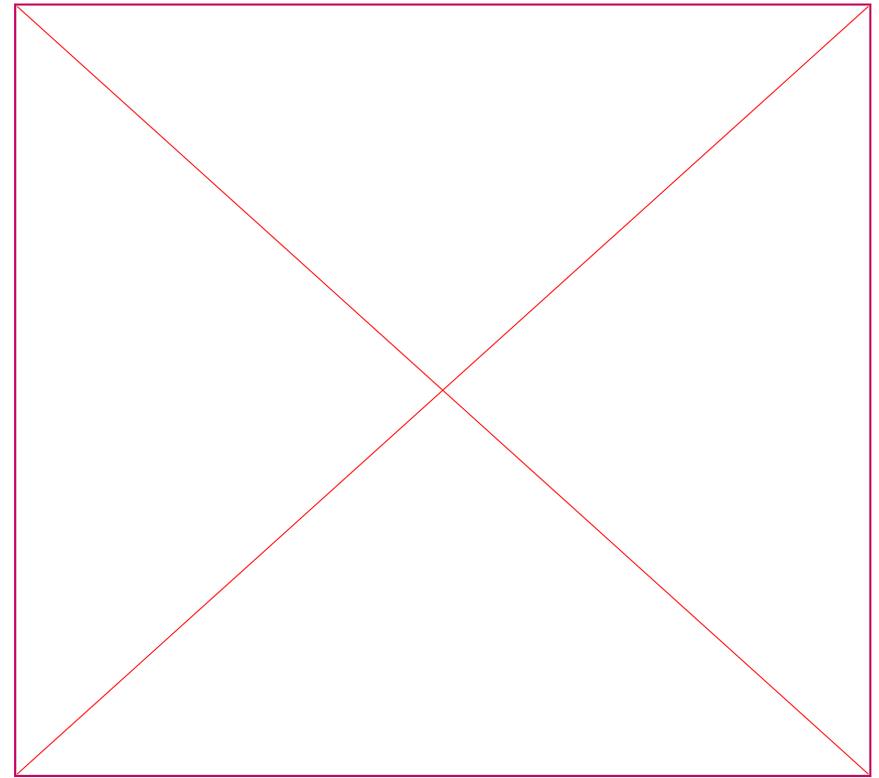
Хлоропласт – «главный» представитель пластид

Click to edit the notes format



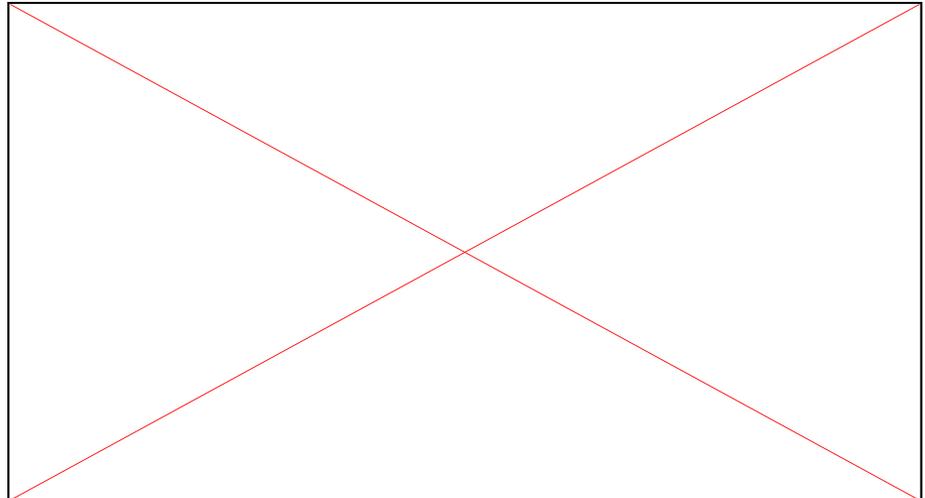
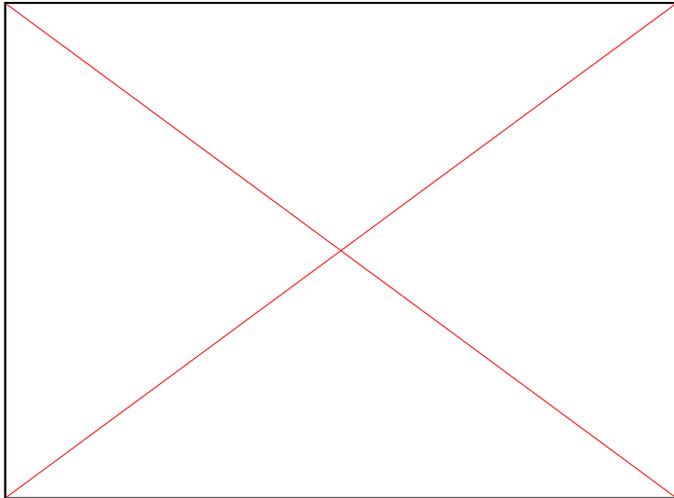
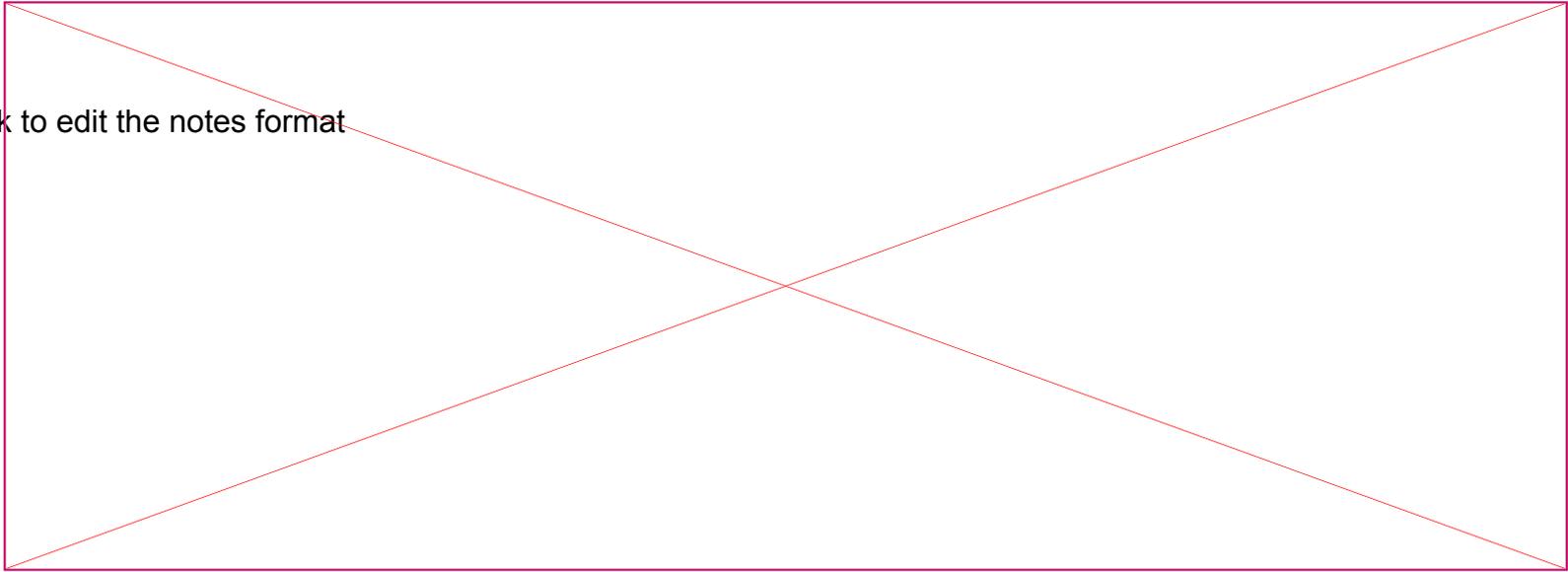
Фитоферритин в пропластидах мезофилла сои, амилопласт

Click to edit the notes format



Этиопласт: структура проламеллярного тела, формирование хлоропласта

Click to edit the notes format



Структура хлоропластного генома риса.

Click to edit the notes format

Два типа генома:

- с двумя IR размером (обычно около 20 kb).

Почти все покрытосеменные

- без IR.

Многие голосеменные, горох, бобы.

Вариации размера:

от 89 kb – сифоновая зеленая водоросль

Codium fragile

до 400 kb - *Acetabularia*

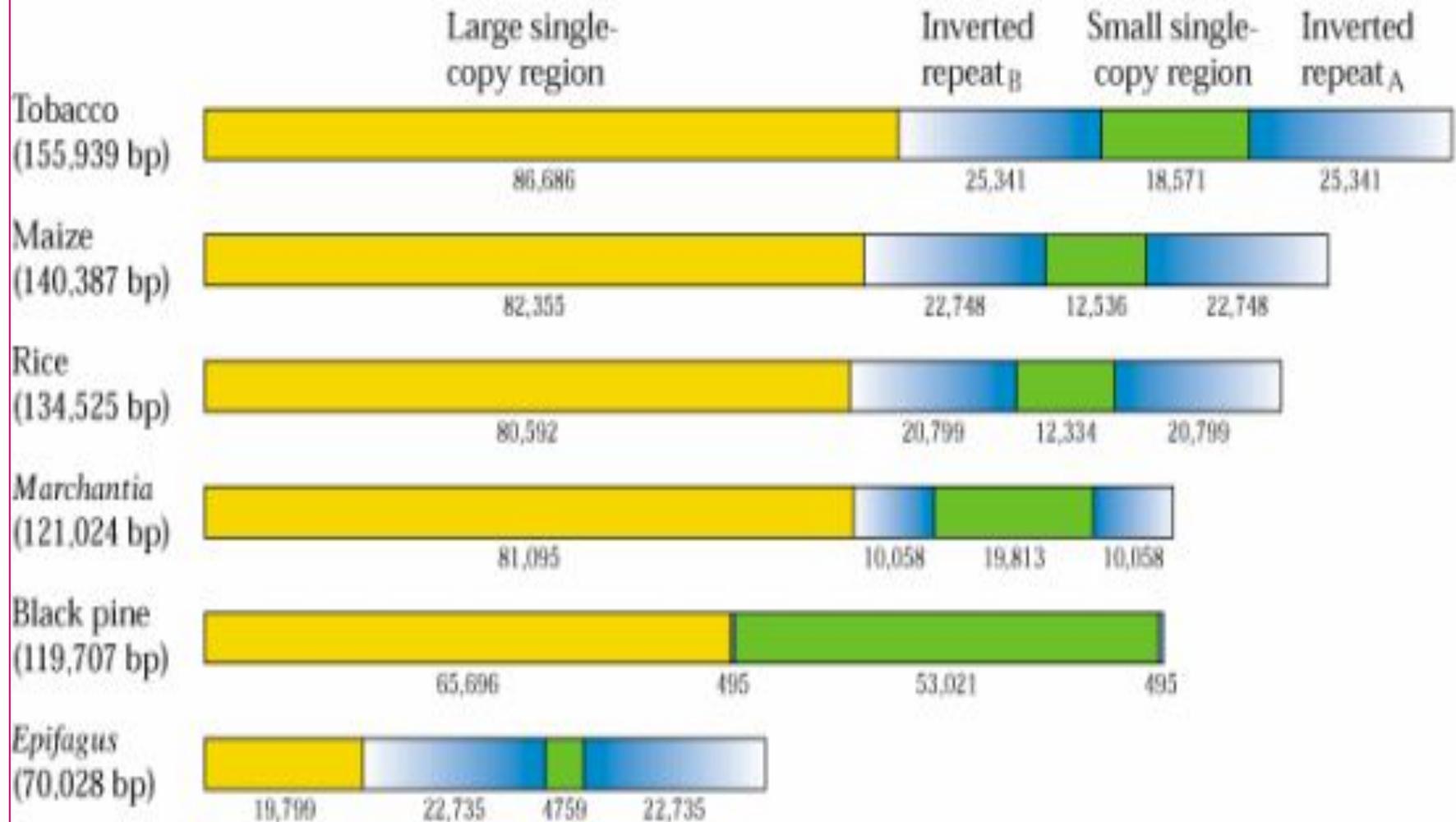
Обычно – 120 – 160 kb

Размеры IR –

от 0,5 до 76 kb

Структура хлоропластного генома разных видов растений

(B)



Сходства и отличия хлоропластного генома и белоксинтезирующей системы от бактериальных

Сходства:

- Кольцевая ДНК
- Содержание G/C аналогично бактериальному (36-40%)
- ДНК не связана с гистонами
- Прокариотический мотив в промоторах генов
- Полицистронное считывание мРНК
- 70S рибосомы
- Синтез белка начинается с N-формилметионина
- Синтез белка ингибируется хлорамфениколом

Различия

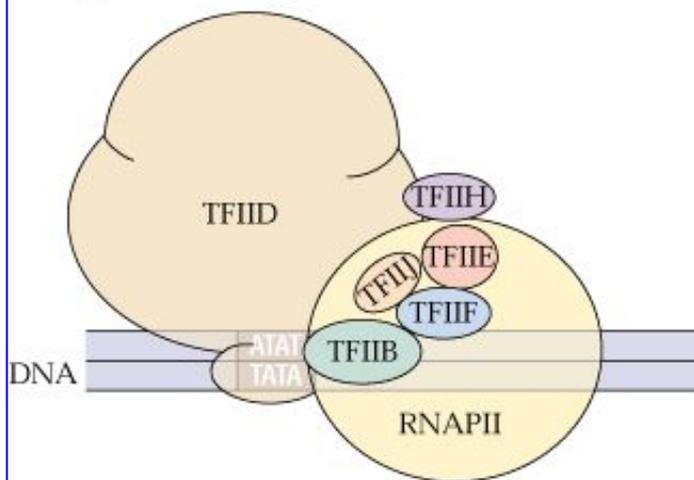
- Наличие интронов, сплайсинга, в том числе транс-сплайсинга
- Метилирование ДНК
- Редактирование мРНК

Гены хлоропластов

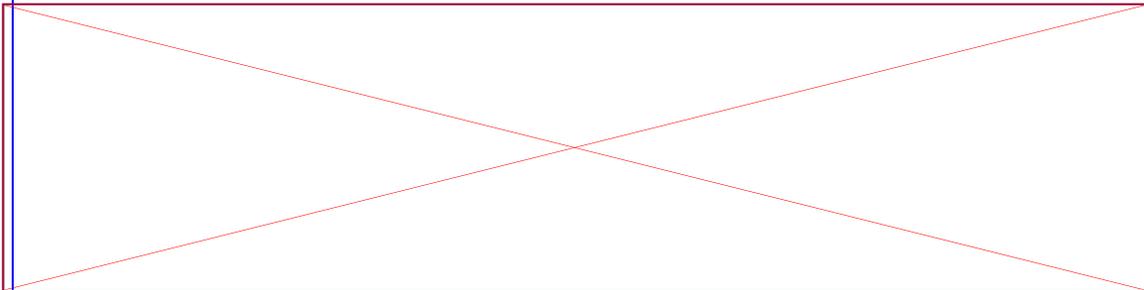
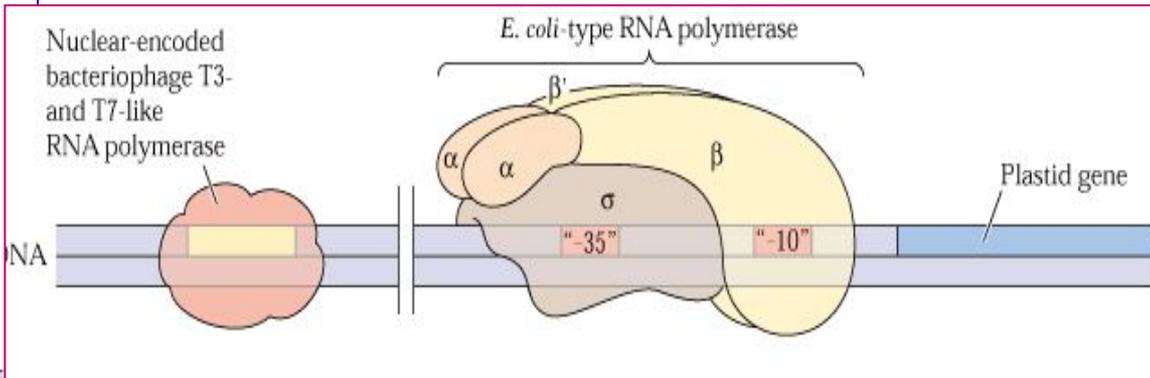
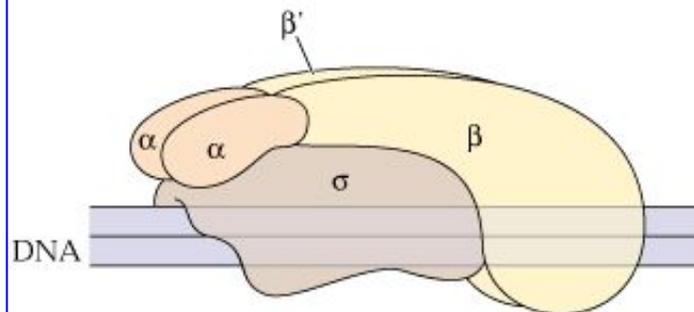
- 1. Транскрипция.** 4 гена субъединиц пластидной РНК-полимеразы (*rpo*)
 - 2. Синтез белка.** - 4 гена рРНК (оперон *rrn*)
 - около 20 генов белков пластидных рибосом (*rpl/rps*)
 - около 30 генов тРНК (*trn*)
 - 3. Фотосинтез.** - 6 генов белков фотосистемы I (*psa*)
 - 14 генов белков фотосистемы II (*psb*)
 - 6 генов ЭТЦ фотосинтеза (*pet*)
 - 6 генов пластидной АТФ-зы (*atp*)
 - ген большой субъединицы Рубиско (*rbcL*)
 - 4. Около 20 генов с другими функциями**
 - гены пластидной НАД Н-дегидрогеназа,
 - гены биосинтеза жирных кислот и др.
- Всего: 110 - 120 генов, из них около 40 – «рабочих» и около 60 – «домашнего хозяйства».**

Эукариотическая, бактериальная и пластидные РНК-полимеразы, множественность промоторов хлоропластных генов

Eukaryotic RNA polymerase

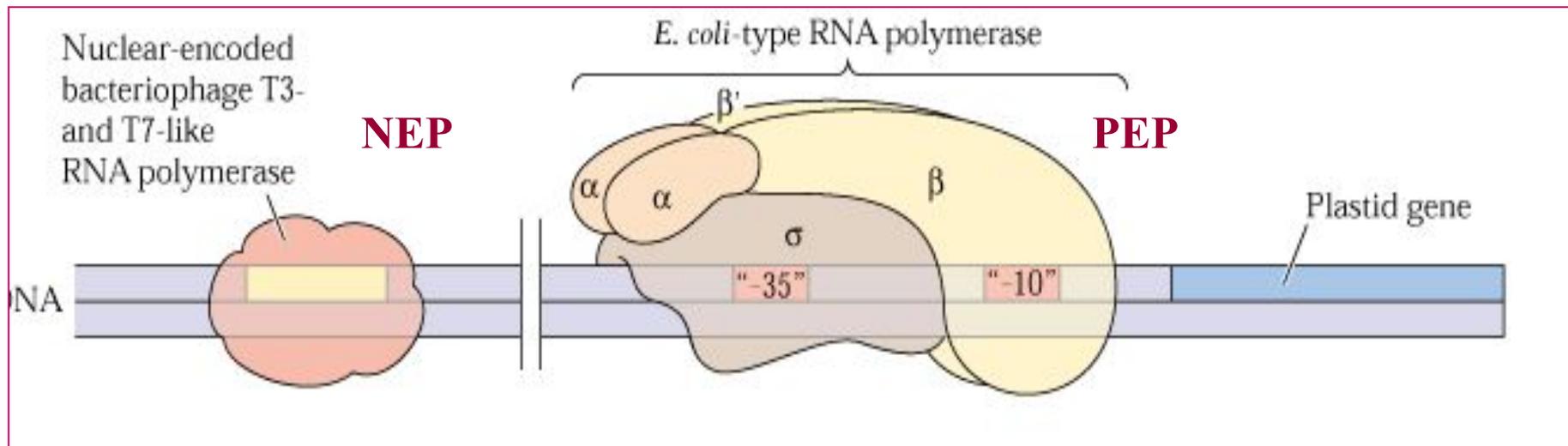


E. coli RNA polymerase



1. Гены со стандартными эубактериальными промоторами (почти все «рабочие» гены). Собственная РНК-полимераза пластид
2. Гены с неканоническими промоторами (гены РНК-полимеразы пластид). РНК-полимераза фагового типа, кодируемая в ядре.
3. Гены с универсальными промоторами (гены «домашнего хозяйства»). Обе РНК-полимеразы

PEP – кодируемая в пластидном геноме и **NEP** – кодируемая в ядре
РНК-полимеразы,



PEP: α и β- субъединицы кодируются в пластидном геноме.
σ – фактор и TF – факторы кодируются в ядре (всего 6 генов)

NEP: один полипептид, ~ 110 kDa. 3 типа NEP кодируются в ядре:

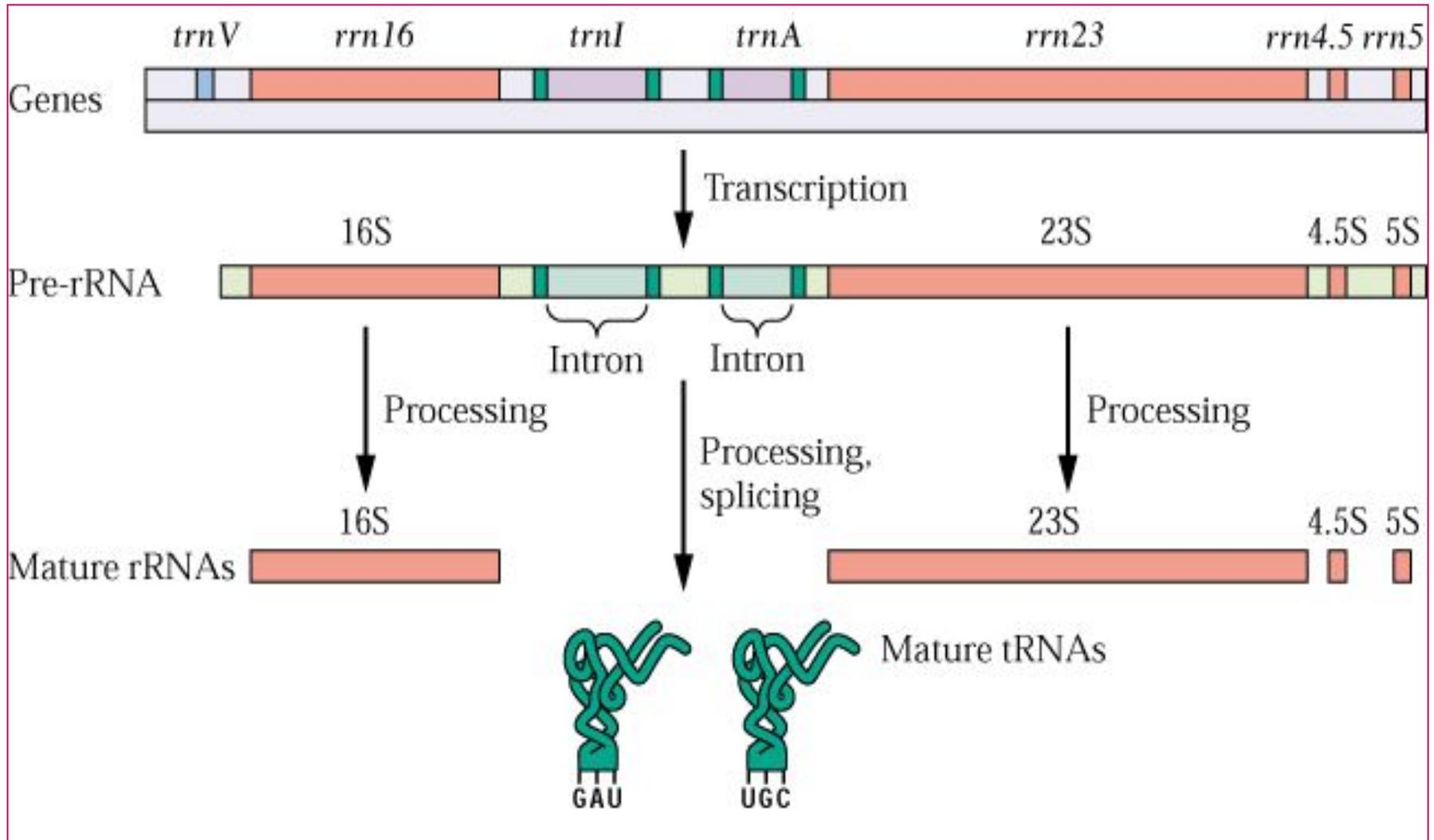
- RpoTr – транспорт в пластиды. Активируется светом.
- RpoTm – транспорт в митохондрии
- RpoTmr – транспорт в обе органеллы. У однодольных, похоже, RpoTmr нет.

Активность в разных органах растения различна.

Например, RpoTm – в меристемах активна, RpoTr – нет.

В цветке RpoTr активна везде, кроме рыльца, где активна RpoTm

Процессинг хлоропластной пре-рРНК растений

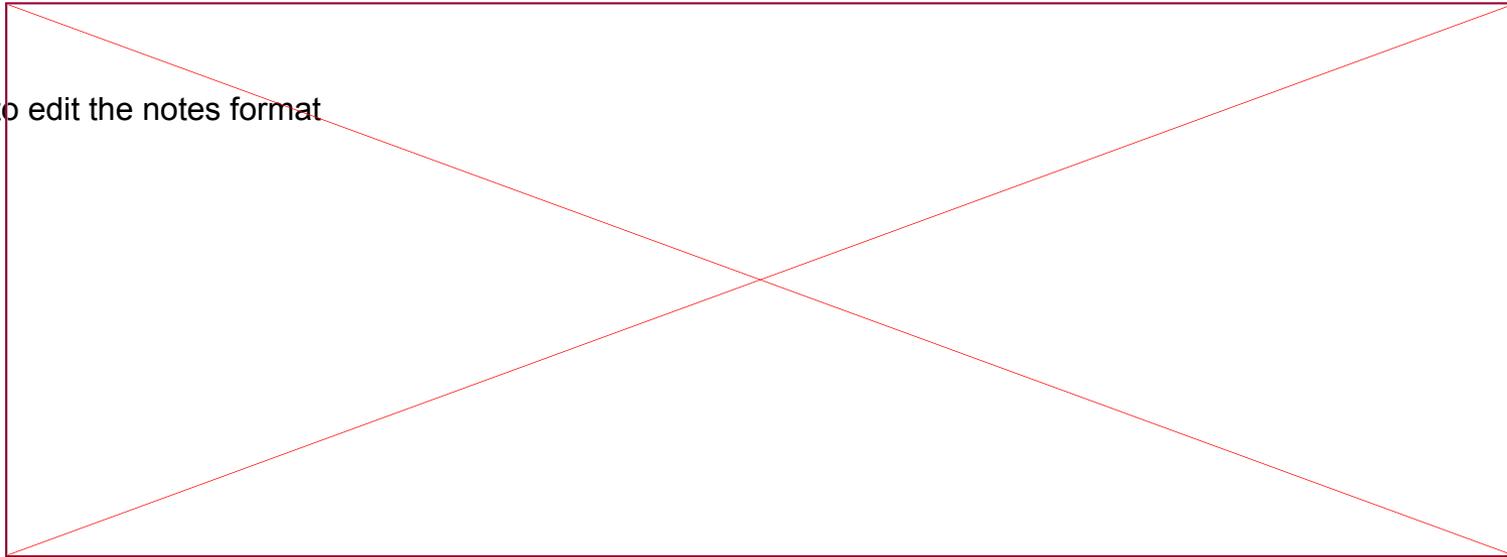


Кстати, такой же порядок генов (*rrn16-trnI-trnA-rrn23*) характерен и для цианобактерий

Структуры зрелой пластидной и ядерной иРНК.

Полиаденилирование выполняет для них функции с точностью до обратного...

Click to edit the notes format



Для стабильности пластидной РНК необходима «шпилька» на 3'-конце и постоянная «работа» (связывание с рибосомами с 5'-конца). Это защищает 3' и 5'-конец РНК от рибонуклеаз.. В то же время, 3'-шпилька в определенных условиях (например, в темноте) может служить сигналом для атаки рибонуклеаз. Таким же сигналом может служить и полиаденилирование 3'-конца пластидной РНК....

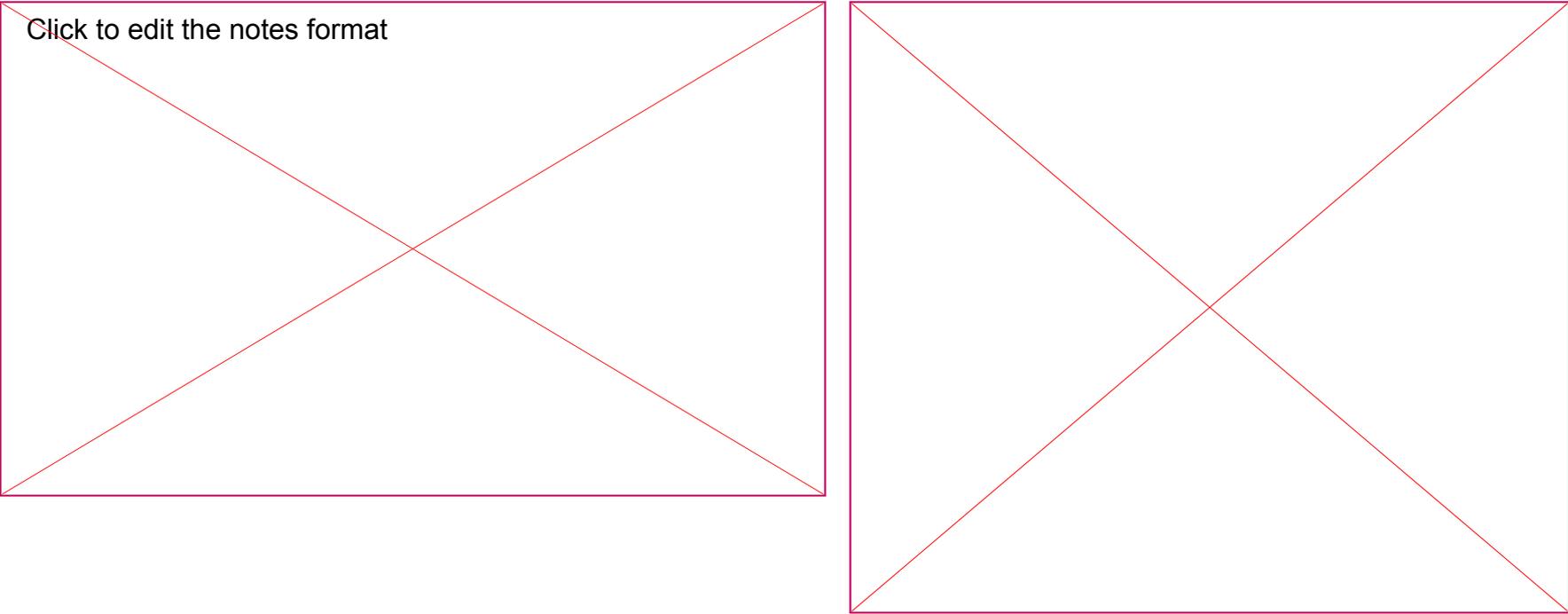
Функции пластид

- **Фотосинтез – NB**
- **Синтез:** все жирные кислоты, многие аминокислоты, синтез пуринов и пиримидинов, альтернативный путь синтеза изопреноидов (в том числе в спецпластидах – лейкопластах), шикиматный путь (параллельно цитозолю)
- **Восстановление** нитритов, сульфатов
- **Запас** (крахмал) – временный (хлоропласты), долгосрочный (амилопласты)
- **Экологические** – окраска плодов, цветков (хромопласты – каротиноиды).

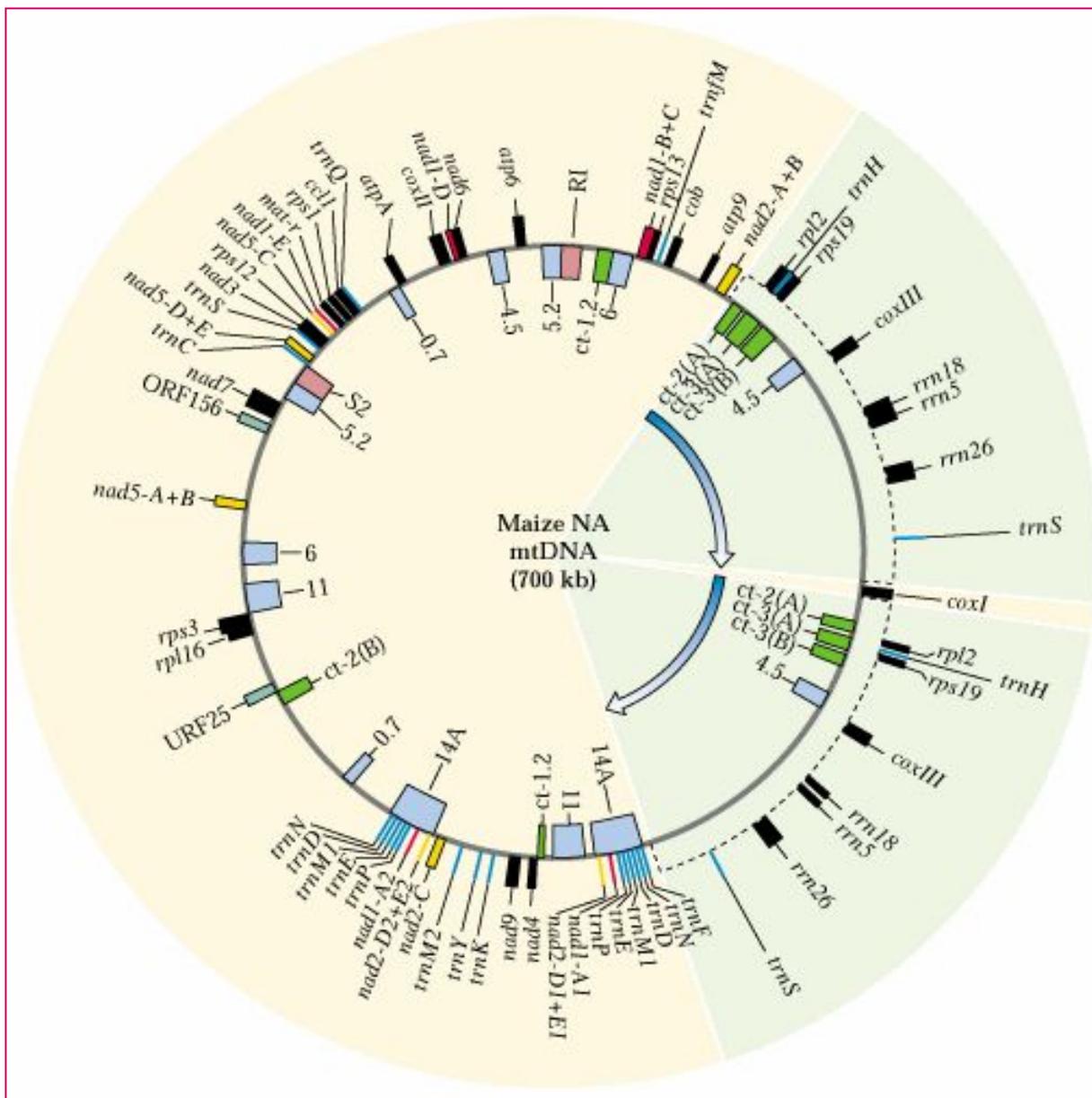
**Пластиды – «фабрика горячих и вредных производств»
растительной клетки**

Растительные митохондрии имеют разнообразный размер и форму

Click to edit the notes format



Предполагаемая структура «мастер-хромосомы» митохондрий кукурузы



Митохондриальный геном растений – самый большой размер среди всех эукариотических клеток, но СОСТ

Click to edit the notes format

Click to edit the notes format