
**АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ
БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ**

УДК 581.1

**РАСТЯЖЕНИЕ КЛЕТОК КАК НЕОТЪЕМЛЕМАЯ СОСТАВЛЯЮЩАЯ
РОСТА НАЗЕМНЫХ РАСТЕНИЙ¹**

© 2008 г. Н. В. Обручева

*Институт физиологии растений РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., д. 35*

E-mail: obroucheva@ippras.ru

Поступила в редакцию 13.06.07 г.

Обзор посвящен роли растяжения клеток в росте и морфогенезе растений. На примерах прорастания семян и роста корней, стеблей и листьев рассмотрены соотношение деления и растяжения клеток в них, компетентность клеток к инициации растяжения, основные черты метаболизма растягивающихся клеток, а также физиологические процессы, осуществляющие само растяжение. Особое внимание уделено такой специфической черте растительной клетки, как вакуоль, путям ее образования, а также ее роли в поддержании ионного и водного гомеостаза в растягивающейся клетке. Показано, что через растяжение клеток растение может изменить свою морфологию адекватно изменениям внешних условий.

Ключевые слова: морфогенез растения, растяжение клеток, вакуолизация, кислый рост, метаболизм, водный гомеостаз, ионный гомеостаз.

Растяжение клеток – необратимое, быстрое и многократное увеличение размера и, следовательно, объема клетки – является обязательной составляющей роста растений наряду с делением клеток. Деление (пролиферация) клеток в той или иной форме присуще всем живым организмам. Однако у растений за образованием новых клеток следует процесс их увеличения в длину, так называемый рост клеток растяжением. Его появление в эволюции, начиная с нитчатых водорослей, связано с прикрепленным образом жизни многоклеточных растений (Полевой, Саламатова, 1975), поскольку именно растяжение клеток обеспечивает быстрый рост органов и организма растений в целом. Если деление клетки приводит всего лишь к удвоению ее размера, то благодаря растяжению она увеличивается во много раз (до 40 и больше). Вследствие прикрепленного образа жизни многие водные и все наземные растения нуждаются в механизме быстрого роста, обеспечивающего доступ к свету, элементам минерального питания и воде – необходимым условиям существования. Тем самым в растущих растениях, благодаря сочетанию процессов пролиферации и увеличения размеров, формируется видоспецифичный характер морфогенеза, соответствующий условиям местообитания и видоизменяющийся при изменении этих условий.

Растяжение клеток осуществляется разными способами, во всех случаях приводящими к увели-

чению размеров и объема клетки. В осевых органах (стебли, корни) клетки растут преимущественно в длину за счет роста оболочек на боковых сторонах клетки. Для корневых волосков и тычиночных нитей характерен концевой тип роста, тогда как для листьев двудольных растений типичен рост в ширину, а для плодов – рост всей поверхностью клетки. Далее подробно будет рассмотрено растяжение клеток в осевых органах и листьях.

Приведем примеры решающей роли растяжения клеток в жизни растения. При прорастании семян именно растяжение клеток осевых органов зародыша является тем обязательным процессом, который обеспечивает не только прорыв семенной кожуры, но и быстрый рост зародышевого корешка, успевающий за опусканием уровня почвенной влаги и обеспечивающий проросток водой (Обручева, 1982). Следующий ростовой процесс – интенсивное удлинение зародышевого гипокотилиа или эпикотилиа (части стебля), пробивающих слой почвы для достижения источника света. Аналогично “тянутся” этиолированные стебли, образовавшиеся на прорастающих клубнях. После выхода на поверхность почвы растяжение стебля замедляется под действием света (Cosgrove, 1986). Формирование почек и листовых зачатков осуществляется за счет интенсивных делений клеток, однако далее быстрое распускание почек весной, увеличение размеров листовой пластинки и удлинение черешков листьев

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 05-04-48381).

происходит именно при участии растяжения клеток (Dale, 1988).

Протяженность корневой системы и ее архитектура также непосредственно зависят от растяжения клеток. В увеличении длины корневой системы растяжение клеток играет решающую роль, поскольку у злаков клетки корня в среднем дорастают примерно до длины, в 30–40 раз большей, чем исходная меристематическая клетка, а у двудольных растений – до 10–20-кратного размера. Развитие корневых систем характеризуется не только длиной отдельных корней, но и степенью их ветвления. В то время как число боковых корней и порядков ветвления зависит от деления клеток, длина корня каждого порядка и плотность ветвления определяется растяжением клеток. Тем самым корневая система охватывает большой объем почвы, и корни достигают водоносного горизонта. Растяжение клеток участвует в поглощении воды корнями и иным образом – через удлинение клеток корневых волосков, образующихся из эпидермальных клеток корня в зоне дифференцировки и превышающих по длине клетки эпидермиса в десятки раз. Волоски поглощают воду не всей поверхностью, а только кончиком, что было показано в изящных экспериментах Кайю, надевавшего порометры на кончики отдельных корневых волосков (Cailloux, 1972). За счет “выдвинутых” корневых волосков вокруг каждого корня увеличивается охват почвы, из которой можно поглощать воду.

Ярким примером роста клеток растяжением при переходе растения к репродуктивному развитию является концевой рост пыльцевой трубки, проникающей при опылении через столбик пестика. Однако и более ранние ростовые процессы, например быстрый рост цветоносного стебля, лепестков и тычиночных нитей, также происходят при непосредственном участии растяжения клеток. Еще один пример – быстрое удлинение соцветий (сережек) у ветроопыляемых деревьев, что позволяет раздвинуть цветки и повысить эффективность опыления.

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ДЕЛЕНИЕМ И РАСТЯЖЕНИЕМ КЛЕТОК

Понятно, что деление является “поставщиком” клеток для их последующего растяжения. Однако эти процессы могут быть разделены и во времени, и в пространстве. Так, например, прорастание семян обязательно начинается с растяжения клеток осевых органов зародыша, а образование новых клеток может начаться или одновременно, или даже на много часов позже (например в семенах конского каштана через 45–50 ч, а в семенах кормовых бобов – через 20–22 ч после инициации растяжения) (Obroucheva, 1999). Таким образом, при прорастании растя-

гиваются клетки, образовавшиеся за счет деления при формировании зародыша еще в прошлом году на материнском растении; необходимость компактного зародыша, облегчающего распространение семян, исключает растяжение его клеток (за исключением клеток запасующих тканей) при формировании и созревании семян. Еще более наглядный пример – организация деления и растяжения клеток в растущем корне. В корнях деление клеток сосредоточено в небольшой меристеме в кончике корня, после чего базальные клетки во всех тканях одновременно переходят к растяжению и увеличиваются до окончательных размеров на протяжении зоны растяжения. Тем самым деление и растяжение разделены и в пространстве, и во времени. Наличие относительно коротких зон роста при быстрой скорости роста облегчает преодоление механического сопротивления почвы растущему вниз корню (Иванов, 1978). Сама зональная организация роста обеспечивает быстрый рост корня в длину.

В растущих листьях однодольных растений деление клеток сосредоточено тоже в самой нижней части листовой пластинки, растяжение клеток происходит выше, и выросшие клетки располагаются ближе к кончику листа (Dale, 1988). Иная картина наблюдается в листьях двудольных растений, у которых деление и растяжение не разделены пространственно и частично совпадают во времени. Например, в листьях подсолнечника (Sunderland, 1960) деления прекращаются, когда листья достигают примерно двух третей своего окончательного размера; у одного из близких видов тополя деления прекращаются в листе, доросшем лишь до 10–20% окончательного размера, а у другого – до 80–90% (Stiles, van Volkenburgh, 2002). Таким образом, растягивающиеся клетки листа способны делиться, но в конце роста всегда есть период времени, когда происходит только растяжение клеток (Dale, 1988). Деление во время растяжения может происходить только в тех органах, в которых относительная скорость растяжения невысока (Иванов, 1975).

Растяжение клеток начинается независимо от деления и регулируется иначе. Хорошо известно, что облучение растений вызывает повреждение ДНК и останавливает митотическую активность. После γ -облучения семян высокими дозами они прорастали и образовывались маленькие растения за счет растяжения тех клеток, которые имелись в зародыше до облучения (Haber, 1968). После рентгеновского облучения корней в высоких дозах (Иванов, 1974) меристематические клетки корня постепенно переходили к растяжению и растягивались до почти нормальных размеров. Обработка гипокотилей фтордезоксисуридином также не препятствовала растяжению клеток. Таким образом, переход клеток к растяжению можно считать независимым процессом.

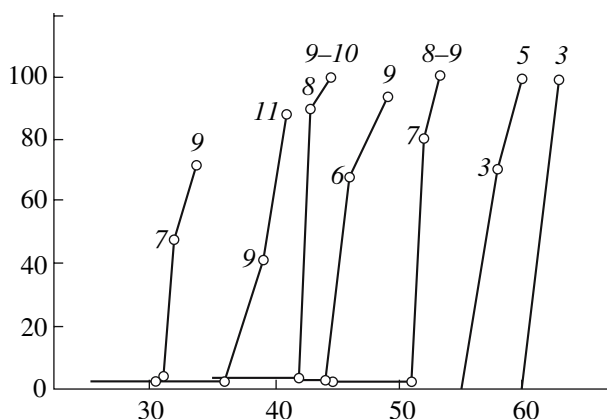


Рис. 1. Способность к прорастанию у семян тонковолокнистого хлопчатника, собранных в разные сроки созревания и помещенных в оптимальные условия.

По оси абсцисс – возраст семян, сут после цветения; по оси ординат – прорастание, %; 3, 5–11 – длительность прорастания, сут.

КОМПЕТЕНТНОСТЬ КЛЕТОК К РАСТЯЖЕНИЮ

Из рассмотренных примеров с растяжением клеток после облучения следует вывод о том, что они компетентны начать рост. Особенно наглядно это можно продемонстрировать на растущих корнях, где клетки осуществляют деление и растяжение отдельно и последовательно (Иванов, 1974, 1975; Ivanov, 1997). Меристематическая клетка обладает способностью начать растяжение после завершения строго определенного времени пребывания в меристеме, названного В.Б. Ивановым “временем жизни клетки в меристеме”. Оно не зависит от того, происходили ли в данной клетке деления клеток или нет.

Программа на время начала растяжения заложена в эмбриогенезе параллельно с программой пролиферации клеток. О готовности начать растяжение клеток сразу по завершении формирования зародыша семени свидетельствует так называемое “израстание” колоса. Если влажная погода держится достаточно долго, семена начинают прорастать прямо в колосе. Такое же явление может наблюдаться и в плодах бахчевых и бобовых культур. Аналогичное прорастание созревающих семян можно воспроизвести в лабораторных условиях, например, обеспечив водой извлеченные из плодов семена хлопчатника (рис. 1). По мере созревания семян их способность реализовать компетентность к прорастанию возрастает (Кулиева и др., 1984). О компетентности клеток зародыша семени к началу растяжения говорит, в частности, и тот факт, что в гипокотилеях созревающих семян у многих двудольных растений уже начинается растяжение клеток (они увеличиваются в длину в 3–4 раза) и в них откладываются запасные вещества для использова-

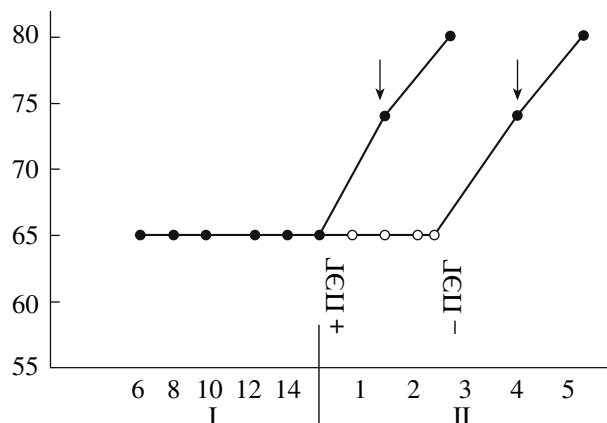


Рис. 2. Зависимость прорастания вышедших из покоя семян конского каштана, имеющих высокую влажность осевых органов – 65%, от повышения оводненности осевых органов зародыша семени.

По оси абсцисс: I – стратификация, нед; II – набухание, сут. По оси ординат – влажность осевых органов, % на сырой вес.

Инкубация: (●) – в воде, (○) – в 30%-ном растворе полиэтиленгликоля (ПЭГ); (↓) – прорастание 50% семян.

ния при прорастании, но из-за высыхания семени этот процесс останавливается. Возобновление растяжения происходит при прорастании, но при условии достаточного водоснабжения.

Для компетентных к началу растяжения клеток осевых органов зародыша вода является триггером инициации роста (Обручева, Антипова, 1997; Obroucheva, 1999). Действительно, если задержать поглощение воды набухающими семенами, поместив их в осмотик, то они не прорастут, т. е. клетки не начнут растягиваться, пока осмотик не будет удален (рис. 2) (Обручева, Антипова, 1999). После переноса на воду семена быстро начинают прорастать. Очень наглядный пример был приведен А.Т. Мокроносковым (личное сообщение): во время его экспедиции в Монголию выпал дождь, неожиданный в этих местах для засушливого сезона, и уже на следующий день пустыня покрылась зеленой “щеткой” травы.

ЭТАПЫ РАСТЯЖЕНИЯ И ИХ ОСОБЕННОСТИ

Растяжение клеток часто определяют как рост с высокой относительной скоростью (Иванов, 1978). Действительно, относительная скорость роста клеток в зоне растяжения выше в 5–10 раз, чем в меристеме. Переход от медленно растущей меристематической клетки к быстрому росту растяжением, т. е. ускорение роста клетки, характерен для границы между меристемой и зоной растяжения. Быстрый рост клетки в длину происходит на протяжении зоны растяжения, а затем резко останавливается в ее конце. Относительная скорость рос-

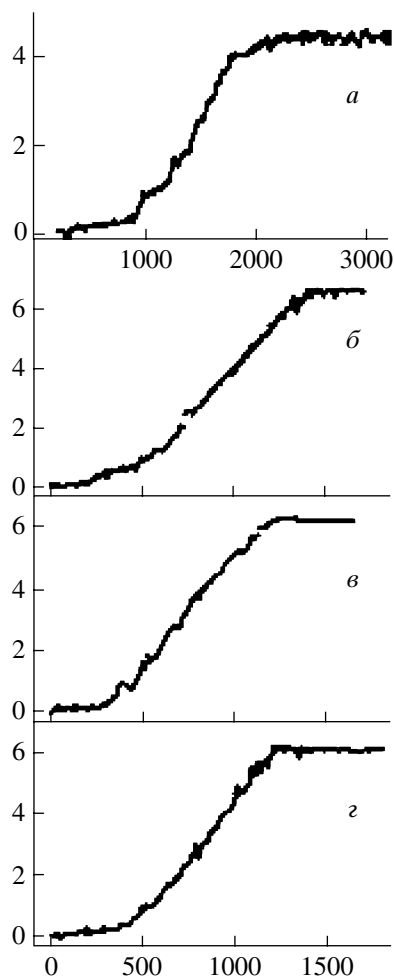


Рис. 3. Резкое возрастание скорости роста при переходе меристематических клеток корня к растяжению у четырех растений: *а* – алиссума, *б* – салата, *в* – томата, *г* – тимopheевки (по: Van der Weele et al., 2003).

По оси абсцисс – расстояние от покоящегося центра, мкм; по оси ординат – скорость роста, мкм/мин.

та клеток в листьях, плодах и стеблях гораздо ниже, чем в корнях (Иванов, 1978).

Время начала растяжения, как было сказано, определяется окончанием времени жизни клетки в меристеме. Собственно переход к растяжению происходит почти скачком в двух-трех клетках на границе зоны меристемы и растяжения, что видно не только на препаратах по резкому увеличению длин клеток, но и при точной регистрации роста клеток каждого корня с помощью видеокамеры и микроскопа (Van der Weele et al., 2003). Многие исследователи описывают этот процесс как постепенно ускоряющийся, что объясняется либо усреднением многих корней, либо сглаживанием кривых роста при математической обработке. Резкий перелом кривых скорости роста клеток корня, начинающих растягиваться, показан на рис. 3. Такой переход происходит одновремен-

но во всех тканях корня, что свойственно симпластному типу роста (Иванов, 1974). Некоторые исследователи (Baluska et al., 1990, 1995) выделяют даже целую “переходную” зону, состоящую из постмитотических клеток, растущих изодиаметрически и расположенных между меристемой и зоной интенсивного растяжения. Однако клетки разных тканей заканчивают митотическую активность неодновременно, отличаются по размерам и достигают изодиаметрической формы несинхронно (Ivanov, 1997). Резкий одновременный переход к растяжению клеток разных тканей (рис. 3) вряд ли можно рассматривать как некую “подготовительную зону”, хотя авторы (Baluska et al., 1996) и отметили в базальных клетках меристемы дезинтеграцию и реорганизацию филаментов актина.

Рост клеток растяжением в корнях и других органах описывают обычно как “кислый рост”, однако сам начальный скачок скорости роста регулируется каким-то другим способом, поскольку обработка корней кислым буфером, фузикококцином (стимулятором выделения протонов), орто-ванадатом и диэтилстильбестролом (его ингибиторами) не оказывала влияния на скачкообразный переход к растяжению (Месенко, Иванов, 2005). Известно также из исследований Бурстрема, что ни ауксины, ни антиауксины не влияют на переход клеток корня к растяжению.

При прорастании семян рост растяжением начинается не так резко и гораздо медленнее, чем в корнях. Начало растяжения в семенах реализуется в наклевывании, т. е. в прорыве семенной кожуры растущими осевыми органами зародыша. Даже при полностью активированном основном метаболизме для начала прорастания требуется запуск двух процессов: накопление осмотиков в клетках зародышевой оси и размягчение клеточной стенки в результате поступления протонов из цитоплазмы (“кислый рост”) (Обручева, Антипова, 1997, 1999; Obroucheva, 1999). Увеличение концентрации осмотиков позволяет клетке поглощать дополнительные количества воды и создавать тургорное давление на клеточные стенки, которые разрываются в результате выделения в них протонов из цитоплазмы H^+ -АТФазой, локализованной в плазматической мембране. Под давлением тургора оболочка увеличивается в объеме и ее “дистраивание” закрепляет достигнутое увеличение объема.

Такова принципиальная схема процессов, осуществляющих растяжение растительной клетки. К настоящему времени она дополнена целым рядом исследований. В частности, показано, что поступление воды в растягивающиеся клетки облегчается функционированием водных каналов, в первую очередь в плазматической мембране (плазмалемме), осмотическая проницаемость которой лимитирует поступление воды (см. ниже). Растяжение

клеток различных органов характеризуется активной экспрессией специфических аквапоринов, образующих водные каналы как в плазматической мембране, так и в тонопласте (Fricke, Chaumont, 2006). Такая экспрессия была отмечена только в зоне растяжения корней *Arabidopsis*, но отсутствовала в меристеме и в более взрослых клетках (Ludevid et al., 1992).

В отношении механизма “кислого роста” показано, что повышение скорости выделения протонов при растяжении сопровождается увеличением в плазмалемме доли 14-3-3-белков, участвующих в регуляции активности H^+ -АТФазы (Шанько и др., 2003). Активатор H^+ -АТФазы фузикоцин стимулирует растяжение клеток при прорастании (Обручева, Антипова, 2004); его содержание возрастает в растягивающихся клетках (Antipova et al., 2003). Другой активатор протонной помпы – индолилуксусная кислота – стимулирует растяжение чувствительных к ауксину тканей в стеблях, черешках листьев, корнях (в низких концентрациях) и колеоптилях (Evans, 1978). Подкисление оболочек в ответ на ауксин начинается быстро, и ускорение роста происходит через 10–20 мин (Полевой и др., 1989). Наряду с активацией “кислого роста” возможны и другие точки приложения действия ауксина (Шарова, 2004).

Подробно изучены события, происходящие в оболочках клеток, переходящих к растяжению, растягивающихся и прекращающих растяжение (Шарова, 2004; De Cnodder et al., 2006). Растяжение клетки определяется растяжимостью клеточных стенок, которая зависит от состава и структуры основных компонентов, прочности поперечных швов между ними и от их изменений в кислой среде. Первичная клеточная стенка представляет собой сочетание трех структурных сетей – целлюлозо-гемицеллюлозной, пектиновой и белковой, которые взаимопроникают и влияют друг на друга (Шарова, 2004). Состав их и химическая природа поперечных мостиков между ними отличаются у двудольных и злаков. При подкислении происходит ослабление поперечных водородных связей между полимерами, главным образом между целлюлозой и прилежащими гемицеллюлозами, что позволяет им скользить друг относительно друга. Недавно были открыты белки экспансины, активируемые при кислом pH; они разрывают в кислой среде водородные связи между целлюлозой и гемицеллюлозами и повышают растяжимость оболочек (Cosgrove, 1998, 1999). Ген экспансина экспрессируется именно в зоне растяжения корней (Lee et al., 2003). Кроме активации экспансинов возможна также активация в кислой среде ферментов глюканаз, которые могут осуществлять разрыв гемицеллюлоз (ксилоглюканов). Пектиновая сеть пронизывает всю оболочку и, формируя гелевую фазу, регулирует подвижность целлюлоз

и гемицеллюлоз (Шарова, 2004); в растущих клетках пектины более метоксилированы.

Стимулирующее действие гиббереллинов на растяжение клеток в междоузлиях стеблей, в колеоптилях и гипокотылях двудольных растений (Evans, 1978), а также на рост карликовых мутантов может быть объяснено повышением активности ксилоглюканэндотрансгликозилазы, осуществляющей перестройку в цепочках ксилоглюканов при растяжении, а также в усилении синтеза целлюлозы, гемицеллюлоз и пектинов (Шарова, 2004). Часто отмечается аддитивное действие индолилуксусной кислоты и гиббереллина.

Этилен может оказывать стимулирующее действие на растяжение клеток ряда органов в низкой концентрации и ингибирующее – в высокой (Smalle, Van der Straeten, 1997; Le et al., 2001).

Остановка растяжения клеток связана, во-первых, с ослаблением подкисления клеточных оболочек, т. е. с прекращением “кислого роста”. В случае прекращения растяжения, вызванного предшественником этилена (аминоциклопропанкарбоновой кислотой, АЦК), было показано, что происходит частичная инактивация H^+ -АТФазы в плазматической мембране, что приводит к подщелачиванию оболочек (De Cnodder et al., 2006). Существенные изменения происходят и в самих клеточных стенках: снижается степень разветвленности гемицеллюлоз, увеличивается число поперечных водородных связей между ними и целлюлозой и диферулатных швов между молекулами гемицеллюлоз (Шарова, 2004); возникают изодитиризиновые мостики внутри белковой сети между оксипролинбогатыми белками, например под действием АЦК (De Cnodder et al., 2006), а также снижается метоксилирование пектинов, в результате чего они превращаются в жесткий пектиновый гель из-за образования пектатов кальция, соединяющих молекулы пектинов (Шарова, 2004).

Растяжение клеток ингибируется абсцизовой кислотой (Evans, 1978). Ингибирование растяжения имеет место при недостатке воды, осмотическом стрессе, засолении и действии тяжелых металлов, а также при высоких концентрациях фитогормонов.

РАСТЯЖЕНИЕ КЛЕТКИ И ВАКУОЛИЗАЦИЯ

Увеличение размеров растительной клетки напрямую связано с образованием и формированием в ней большой центральной вакуоли, которая может занимать в закончившей рост клетке до 90% ее объема. Вакуоль – многофункциональный компартмент, в ней накапливается поступившая в клетку вода, в которой растворены многие ионы, органические кислоты, частично сахара, а также многие вторичные соединения. В закончивших

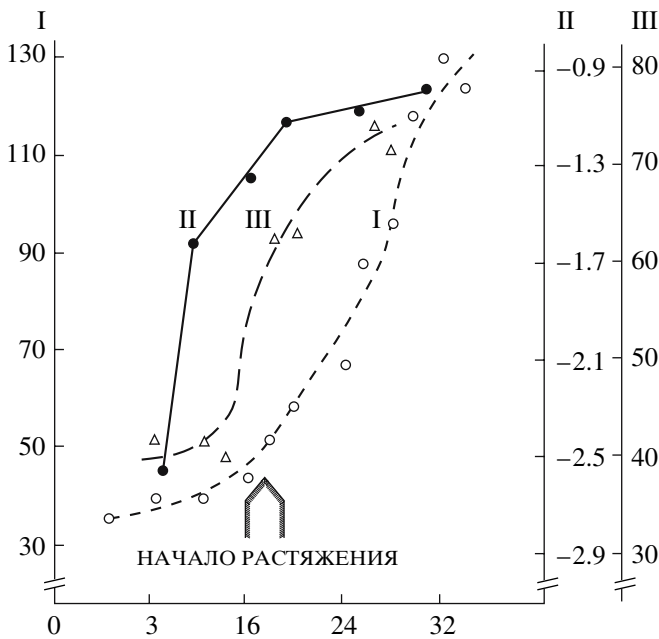


Рис. 4. Вакуолизация клеток гипокотыля в прорастающих семенах кормовых бобов, предшествующая инициации растяжения клеток.

По оси абсцисс – время набухания семян, ч; по оси ординат: I – длина клеток, мкм; II – осмотический потенциал клеточного сока, МПа; III – вакуолизация (отношение площади вакуоли к площади клетки), %.

рост клетках вакуоли могут содержать антоцианы, алкалоиды, полифенолы, ряд глюкозидов (например кумарилглюкозиды, глюкозид гиббереллина ГК₁), сапонины и танины (Boller, Wiemken, 1986; Marty, 1999). Состав вакуолей зависит от возраста клетки и от ее принадлежности к тем или иным тканям, органам и видам растений. В специализированных вакуолях могут накапливаться аллелохимические соединения, участвующие во взаимодействии одних растений с другими и с патогенами.

В созревающем семени формирование вакуоли происходит при завершении позднего эмбриогенеза, и вакуоли используются для отложения белка в запас. В меристематических клетках осевых органов зародыша таких вакуолей не образуется. Запасные белки синтезируются в цитоплазме, перемещаются в расширения эндоплазматического ретикулума (ЭР) и с помощью везикул аппарата Гольджи или более крупных везикул доставляются в вакуоли, которые превращаются в белковые тела (Marty, 1999; Park et al., 2004). Оболочка вакуоли (тонопласт) растет за счет включения мембранных белков, также доставляемых из ЭР с помощью аппарата Гольджи, но этот транспорт осуществляется гораздо медленнее (Boller, Wiemken, 1986).

При прорастании в белковых телах происходит протеолиз запасных белков, запускаемый повы-

шением оводненности до 55% (Обручева и др., 1988). Образовавшиеся аминокислоты используются для синтеза новых белков, а сами белковые тела превращаются в вакуоли. Так происходит до прорастания именно в гипокотылях двудольных семян; по такой же схеме деградация белковых тел осуществляется и в запасующих органах – семядолях, но уже после прорастания, поскольку критическая для начала протеолиза влажность достигается в них гораздо позже.

Регенерация вакуолей из белковых тел является способом вакуолизации в тех клетках осевых органов зародыша, которые начали растягиваться, формировать вакуоли и белковые тела еще при созревании семени, например в клетках гипокотыля у двудольных с гипогейальным типом прорастания. При прорастании вакуолизация клетки начинается и усиливается до начала ее растяжения (рис. 4) (Обручева и др., 1993; Obroucheva, 1999). После инициации роста в тонопласте уже не обнаруживаются аквапорины, которые являлись маркерами тонопласта белковых тел (Willigen et al., 2006; Шижнева и др., 2007).

В меристематических клетках вакуолей как таковая и белковые тела отсутствуют. Им присущ иной способ вакуолизации (Herman et al., 1994; Marty, 1999). “Предшественники” будущих вакуолей отделяются от цистерн ЭР и попадают в везикулы аппарата Гольджи (размером 0.1–0.3 мкм), которые затем сливаются, образуя провакуоли (1 мкм). Такие многочисленные провакуоли можно видеть в меристематических клетках корней с помощью светового микроскопа. В дальнейшем они сливаются, образуя небольшие вакуоли, а в период растяжения клетки и интенсивного поступления воды формируют центральную вакуоль. При слиянии провакуолей мембраны объединяются. Растяжение сопровождается новообразованием белков тонопласта, что следует из возрастания количества белка пирофосфатазы (Maeshima, 1990) и тонопластного аквапорина (Ludevid et al., 1992). Таков наиболее распространенный способ образования вакуолей.

Развитие вакуолей или вакуолярной системы меняет соотношение цитоплазма–вакуолей в пользу последней, поскольку объем цитоплазмы возрастает незначительно по сравнению с таковым вакуоли (Fricke, Chaumont, 2006). Вместе с тем вакуоль поддерживает высокое отношение поверхности клетки к объему протоплазмы, что необходимо для интенсивного обмена веществами и информацией между клеткой и средой (Marty, 1999).

МЕТАБОЛИЗМ РАСТЯГИВАЮЩЕЙСЯ КЛЕТКИ

Интенсивная вакуолизация клетки во время растяжения сочетается с возрастанием количества ци-

топлазмы, хотя это и не бросается в глаза, поскольку в выросшей клетке цитоплазма оттеснена к оболочке и занимает тонкий пристенный слой. Количество белка в расчете на одну клетку корня при растяжении больше в 1.5–2 раза, чем в меристематической клетке (Обручева, 1965; Obroucheva, 1975). Аналогичные расчеты, проведенные для меристемы и зоны растяжения у корней ряда растений, показали, что количество всех основных компонентов сухого вещества выше в растягивающихся клетках. В основе их синтеза лежат превращения притекшей к корням сахарозы, которая разгружается из флоэмы на границе меристемы и зоны растяжения и подвергается гидролизу инвертазой до глюкозы и фруктозы. Часть сахаров используется как субстрат дыхания, которое в растягивающихся клетках в 5–7 раз интенсивнее, чем в меристематических (Обручева, 1965; Хавкин, 1977). Усиление дыхания происходит как в результате активации ферментов гликолиза, цикла Кребса и гексозомонофосфатного пути, так и за счет интенсивного митохондриогенеза, связанного с увеличением числа митохондрий и дифференцировкой их структуры (Хавкин, 1977). В ходе дыхательного метаболизма не только удовлетворяются энергетические запросы растущей клетки, но и образуется целый ряд метаболитов, превращения которых лежат в основе всех ведущих процессов (синтез аминокислот, органических кислот, триглицеридов и т.д.).

Уридиндифосфатглюкоза используется на синтез целлюлозы – основного полимера оболочки клеток, который происходит на поверхности плазмалеммы, обращенной к оболочке. Механизм этого процесса хорошо изучен (Шарова, 2004). В нем принимают активное участие белки цитоскелета – тубулины, образующие микротрубочки, вдоль которых доставляются предшественники целлюлозы, и актин, филаменты которого удерживают эти предшественники в плазмалемме для последующего синтеза (Hussey et al., 2006). Удлинение целлюлозных цепочек приводит к образованию новых микрофибрилл целлюлозы, которые вплетаются между имеющимися, поддерживая толщину и увеличивая длину клеточной стенки.

По всем изученным показателям основной метаболизм растягивающейся клетки протекает гораздо более интенсивно, чем у исходной меристематической (Obroucheva, 1975; Хавкин, 1977). Во время растяжения гораздо активнее все ферменты дыхания и аминокислотного метаболизма, инвертаза, β -глюкозидаза, кислая фосфатаза, фенилаланин-аммиак-лиаза (ключевой фермент синтеза полифенолов, флавоноидов и предшественников лигнина). Даже при прорастании семян, когда растягивающиеся клетки используют запасы семени, они располагают ферментным аппаратом, способным усваивать неорганический азот и ассимилировать его (Хавкин, 1977). Таким образом, увеличение количества белка в клетке при растяжении реализуется

в увеличении массы ряда ферментных белков, обеспечивающих основной метаболизм растительной клетки (house-keeping enzymes) и специфические для растяжения процессы, связанные с вакуолизацией и изменением клеточных стенок.

Возрастает масса белков, составляющих оргanelлы клетки, в первую очередь митохондрий и хлоропластов, в растущих листьях. Так, при растяжении клеток листьев, во-первых, увеличиваются размеры хлоропластов, образовавшихся во время клеточных делений, что сопровождается образованием внутренних мембран, усложнением строения и синтезом хлорофилла; во-вторых, происходит и деление дифференцированных хлоропластов с последующим возрастанием их размеров (Honda, 1971; Хавкин, 1977; Цельникер, 1978; Mullet, 1988). В результате число хлоропластов в растягивающейся клетке может возрасти более чем в 10 раз, однако независимо от вида растения и темпа растяжения клеток листа обычно соблюдается постоянное соотношение числа хлоропластов на единицу объема клетки листа и только при очень интенсивном свете хлоропластов в единице объема становится больше (Цельникер, 1978; Цельникер и др., 1982).

Увеличение массы белка митохондрий во время растяжения клеток происходит примерно по такой же схеме: с одной стороны, достройка матрикса и внутренней мембраны (кrist) ювенильных митохондрий, имевшихся в меристематических клетках корня, сопровождающаяся усилением и реорганизацией дыхательной системы, а с другой стороны, деление не только ювенильных митохондрий и их дифференцировка, но и деление зрелых митохондрий (Хавкин, 1977).

Во время растяжения клеток происходит также накопление белков цитоскелета в связи с увеличением поверхности слоя цитоплазмы, прилегающего к растущей оболочке. Пронизывая цитоплазму, филаменты актина не только осуществляют движение цитоплазмы и перемещение оргanelл, но и ассоциированы с функционированием связанных с актином белков (Hussey et al., 2006). Полимеризация мономеров актина в микрофиламенты является непременным условием для растущих клеток, так как вещества, деполяризующие актин (цитохалазины и латринкулины), вызывают карликовость растений (Baluska et al., 2001; Smith, Oppenheimer, 2005; Hussey et al., 2006).

Интенсивный синтез белков в период растяжения осуществляется на рибосомах, число которых в клетке начинает возрастать перед началом растяжения и продолжает увеличиваться вместе с накоплением рРНК (Хавкин, 1977), причем возрастает число рибосом, связанных с ЭР; возрастает также количество РНК в ядрышках. У ряда растений отмечена полиплоидия в растягивающихся клетках, но прямой связи между содержанием ДНК и

растяжением не установлено. Деграция “отслуживших” белков происходит в вакуолях. Так, в препаратах тонопласта найден 21 белок, участвующий в протеолизе. Эти белки, вероятно, находятся в вакуолярной жидкости, но связаны с внутренней поверхностью тонопласта (Shimaoka et al., 2004).

ВОДНЫЙ И ИОННЫЙ СТАТУС РАСТЯГИВАЮЩИХСЯ КЛЕТОК

Поддержание водного и ионного гомеостаза внутри клеток является прямым следствием и неотъемлемой чертой наземного растения, поскольку вызвано выходом растений на сушу и необходимостью в поисках доступных источников воды и минеральных элементов увеличивать длину своих клеток и темп их роста.

В процессе роста клеток корня формируется собственно поглотительная функция корня (Потапов, 1962). Растягивающаяся клетка поглощает своей поверхностью больше воды и минеральных элементов, чем клетка меристематическая, но меньше, чем клетка, завершившая рост. Поглощенные вода и ионы остаются в самих растягивающихся клетках и распределяются главным образом в вакуоль и частично в цитоплазму. Цитоплазма в растягивающейся клетке содержит больше воды в единице объема, чем в клетке меристематической. Такие растягивающиеся клетки уже через 10–15 ч, т. е. после завершения растяжения, превратятся в зрелые клетки зоны корневых волосков, на которых лежит основная поглотительная функция корня и откуда большая часть поглощенных ими воды и ионов направится в надземные органы, а небольшая часть – в нижележащие зоны растяжения и меристемы (Обручева, 1965). Следовательно, в растущих клетках корня водный и солевой статус имеют некую специфику по сравнению с закончившими рост клетками.

Поступающая внутрь клетки вода и содержащиеся в ней ионы пересекают сначала плазматическую мембрану, отделяющую содержимое клетки от оболочки и простирающегося за ней апопласта (совокупности оболочек клеток и межклетников), а затем, пройдя цитоплазму, проникают через тонопласт в вакуоль. На первой мембране происходит контакт цитоплазмы с апопластным раствором, сходным в той или иной степени по составу с наружным раствором. Тонопласт отделяет вакуоль – основной компартмент для накопления воды, солей и метаболитов – от цитоплазмы, в которой происходит большинство биохимических реакций. Эти мембраны отличаются по ряду свойств: плазматическая мембрана имеет достаточно большой отрицательный трансмембранный потенциал, тогда как на тонопласте он близок к нулю (Fricke, Chaumont, 2006), в результате чего ионные каналы и переносчики различным образом участвуют в транспорте растворенных веществ. Что касается поступления

воды, то эти мембраны сильно отличаются по осмотической проницаемости, которая в тонопласте выше примерно в 10–50 и даже в 100 раз (Maurel, 1997; Трофимова, 2001; Fricke, Chaumont, 2006). Понятно, что прохождение воды внутрь клетки лимитируется плазматической мембраной, тогда как поступление ее через тонопласт в вакуоль проходит почти беспрепятственно.

Облегчение транспорта воды через мембраны достигается наличием в обеих мембранах белков аквапоринов, формирующих водные каналы, через которые может осуществляться пассивный, обычно задаваемый осмотическим градиентом, транспорт воды (Maurel, 1997). Таким образом, вода может поступать в клетку не только путем диффузии через липидный бислой, но и через водные каналы в мембранах. Любопытно, что в суспензии клеток *Arabidopsis*, выращенной в жидкой культуре, т. е. при оптимальном снабжении водой, в тонопласте не было обнаружено аквапоринов, хотя удалось идентифицировать 163 белка (Shimaoka et al., 2004); следует отметить, что в проростках и самих растениях *Arabidopsis* аквапорины были многократно идентифицированы.

Аквапорины присутствуют в мембране в значительных количествах и составляют 5–10% от белка мембран (Chrispeels et al., 1999). Такие мембраны имеют низкую энергию активации для прохождения молекул воды, сопоставимую с движением потока воды. Считается, что молекулы воды проскакивают водный канал одна за другой подряд, и при разнице концентраций в 100 мМ каждый канал пропускает примерно миллион молекул воды в секунду (Chrispeels et al., 1999). Пропускная способность водных каналов может регулироваться метаболически (Maurel, 1977): воздействие на сульфгидрильные группы цистеина закрывает (смыкает) отверстие, а фосфорилирование серина увеличивает протекание воды, т. е. открывает его.

Меньшая по сравнению с тонопластом осмотическая проницаемость плазмалеммы для воды связана, вероятно, с тем, что через нее вода проникает в большей степени путем диффузии, тогда как через тонопласт – в большей степени через водные каналы (Maurel et al., 1997; Niemietz, Tyerman, 1997). У трансгенных растений *Arabidopsis* с геном плазмалеммного аквапорина в антисмысловой ориентации осмотическая водная проницаемость была в три раза меньше и уровень плазмалеммных аквапоринов был снижен, что подтверждает это предположение. Интересно, что такие растения образовывали в пять раз большую корневую систему, по-видимому, для компенсации поступления воды (Kaldenhoff et al., 1998).

Плазматическая и вакуолярная мембраны отличаются также природой и структурой H^+ -АТФаз, использующих энергию, высвобождающуюся при гидролизе АТФ, для транспорта ионов

(Sze et al., 1999). H^+ -АТФаза плазмалеммы выделяет протоны из клетки и генерирует высокий мембранный потенциал (отрицательный с внутренней стороны мембраны) и градиент рН (до двух единиц), подкисляя наружную среду. Мембранный потенциал обычно составляет от -120 до -200 мВ, но может быть и около -70 мВ в клетках листьев злаков и в корнях (Fricke, Chaumont, 2006). Вакуолярная H^+ -АТФаза (и в меньшей степени вакуолярная H^+ -пирофосфатаза (Maeshima et al., 1994)) генерирует близкий к нулю мембранный потенциал и подкисляет содержимое вакуоли. При наружном рН около 5–6 цитоплазма поддерживает рН 7.5, а рН вакуоли может быть от 3 до 6 (Sze et al., 1999).

В обеих мембранах большое число протонных АТФаз, но принято считать, что они работают медленно, перенося до 100 ионов в секунду, тогда как передвижение ионов с помощью котранспортеров (симпортеров и антипортеров) по градиенту электрического потенциала происходит в 3–10 раз быстрее, а по каналам диффузия ионов по электрическому градиенту проходит еще в 1000 раз быстрее (Chrispeels et al., 1999).

Через плазматическую мембрану в цитоплазму поступают ионы нитратов и сульфатов с помощью симпортеров, сопряженных с транспортом протонов внутрь клетки, также по своим каналам катионы движутся в цитоплазму, а анионы – из нее. В тонопласте создаваемый вакуолярной H^+ -АТФазой электрохимический градиент используется для накопления катионов с помощью антипортеров, например натрия и кальция, тогда как симпортеры осуществляют выход катионов и поступление анионов в вакуоль по каналам; отток же анионов в цитоплазму из вакуоли происходит с помощью симпортера, сопряженного с транспортом протонов (Sze et al., 1999). В тонопласте из суспензионной культуры клеток *Arabidopsis* было идентифицировано 129 белков из 163 обнаруженных (Shimaoka et al., 2004). Преобладали белки вакуолярной H^+ -АТФазы и ее субъединиц, а также вакуолярной пирофосфатазы. Кроме того, были найдены транспортеры цинка и кадмия, гистидина, сахарозы и другие. Часть белков связана, по видимому, с неизвестными пока функциями тонопласта и вакуоли.

Вакуоль – очень динамичная система. Ионы и метаболиты не просто накапливаются в ней, а находятся в непрерывном взаимодействии и обмене с соединениями цитоплазмы, т. е. образуют внутреннюю среду, необходимую для гомеостаза цитоплазмы (Boller, Wiemken, 1986). Гомеостаз – это поддержание тонкого динамического равновесия цитоплазмы по отношению к изменениям внешней среды. Плазмалемма, будучи селективно избирательным барьером, вместе с тонопластом позволяет цитоплазме поддерживать внутриклеточный гомеостаз, хотя они по-разному осуществляют функ-

цию транспорта. Ионный состав растворов по разные стороны плазмалеммы и тонопласта совершенно различен. Согласованная работа открытых или закрытых каналов, котранспортеров и насосов в обеих мембранах позволяет поддерживать необходимые концентрационные градиенты ионов, например, гораздо более высокую концентрацию калия в цитоплазме, чем в апопласте, или же, наоборот, очень низкую концентрацию кальция в цитоплазме (Chrispeels et al., 1999). Аналогично регулируется и гомеостаз рН, поскольку концентрация протонов в 1000 раз выше в апопласте и вакуоле по сравнению с цитоплазмой. Если понизить рН наружного раствора, т. е. апопластного раствора, то вакуолярный рН понизится, но рН цитоплазмы не изменится, так как усиленное поступление протонов в цитоплазму будет скомпенсировано увеличенным транспортом протонов в вакуоль (Boller, Wiemken, 1986).

Растяжение клеток полностью зависит от притока воды в клетки, который в свою очередь определяется осмотическим давлением, обусловленным накоплением осмотиков как за счет поступивших извне ионов, так и за счет метаболизма сахарозы. Соотношение доминирующих внутриклеточных осмотиков может быть различным. Например, в клетках эпидермиса листа в вакуоли накапливаются неорганические ионы (K, Na, Cl, Ca, NO_3), а в клетках мезофилла ионы находятся примерно в равном соотношении с сахарами и аминокислотами (Fricke, Chaumont, 2006). Движение ионов в вакуоль растягивающейся клетки необходимо для поддержания осмотического давления, обеспечивающего поступление воды, но сам приток воды приводит к разбавлению вакуолярной жидкости и понижению ее концентрации. Поэтому клетка нуждается в дальнейшем накоплении ионов (или иных осмотиков), чтобы поддержать осмотический потенциал, иначе прекратится рост и ослабнет тургор. Действительно, во время растяжения содержание осмотиков почти постоянно (Fricke, Chaumont, 2006). Отсюда понятно, почему, например, в растущих корнях клетки в зоне растяжения не только сами поглощают ионы, но в них поступает и часть ионов из более зрелых частей корня. Внутри клетки вакуоль и цитоплазма поддерживают изоосмотичность, но состав растворенных веществ в цитоплазме соответствует ее метаболическим запросам, тогда как вакуоль гораздо менее “разборчива” в составе осмотически активных веществ (Fricke, Chaumont, 2006).

РАСТЯЖЕНИЕ КЛЕТОК И МОРФОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ

Морфогенез растений зависит как от формы растущих клеток, так и от их размеров. В отношении формы клеток основная роль отводится цитоскелету и, в первую очередь, микротрубочкам,

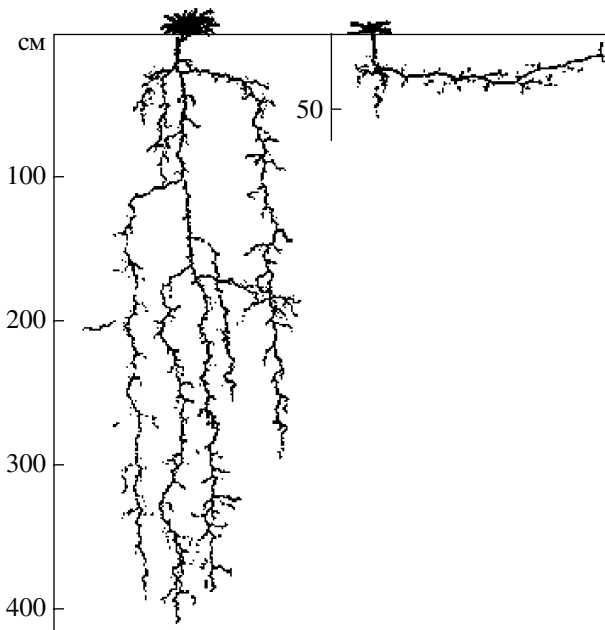


Рис. 5. Корневая система растений *Carlina acaulis* в разных условиях произрастания: слева – на бурых почвах, высота над уровнем моря 450 м, средняя температура июля +19,4°C, глубина простираения – 410 см; справа – на бурой, сильно каменистой почве в высокогорной области, высота над уровнем моря 1400 м, средняя температура июля +14,7°C, глубина простираения – 72 см (по: Lichtenegger, 1983).

движение которых определяет ориентацию синтезируемых микрофибрилл целлюлозы и, следовательно, направление роста оболочки клеток (Green, 1999). Сами микротрубочки не участвуют в регуляции начала быстрого растяжения (Baluska et al., 1996). Транспортные везикулы аппарата Гольджи доставляют также гемицеллюлозы и пектины к тем местам, где происходит новообразование клеточной стенки (Шарова, 2004). Места секреции биополимеров в плазмалемму совпадают с распределением окончаний тонких филаментов актина, это указывает на то, что филаменты актина определяют локализацию секреции везикул (Hussey et al., 2006). Рост оболочки происходит только в местах секреции. Принято считать, что форма растущей клетки есть результат различных скоростей растяжения и синтеза в соседних участках оболочки клетки. Два случая, а именно формирование долей листа и ветвление трихом (волоски опушения поверхности листа), изучены подробно (Smith, Oppenheimer, 2005). На возможность достаточно быстрых изменений в цитоскелете указывает способность микрофиламентов актина, очень мобильных структур, в течение нескольких секунд деполимеризоваться и переформировать свою структуру (Клячко, 2006). Известно, что сверхэкспрессия гена, отвечающего за синтез фактора деполимеризации актина, приводит к нарушению

морфогенеза и низкому росту, а ингибирование этого гена стимулирует растяжение клеток и рост органов у *Arabidopsis* (Dong et al., 2001).

Рост клеток в длину определяет, как было показано выше, быстрое удлинение многих органов, а следовательно, и характер морфогенеза всего растения. Приведем несколько примеров.

В темноте рост проростка происходит за счет удлинения междоузлий стебля во много раз. Морфология такого этиолированного проростка совершенно иная: сильно вытянутый стебель с зачатками листьев и изгибом в виде крючка на верхушке; проросток не содержит хлорофилла (Cosgrove, 1986). Такая морфология обеспечивает быстрое прохождение проростка через слой почвы к свету без повреждения листового аппарата и верхушечной точки роста. При переносе из темноты на свет рост тормозится в течение нескольких минут. Предполагается, что остановка растяжения вызвана образованием диферулатных мостиков между полисахаридами клеточных стенок и переходом белка экстенсина в оболочке клетки в нерастворимую форму (Шарова, 2004). Действие на рост зависит от спектрального состава света: синий останавливает рост у проростков огурца через 30 с, красный и дальний красный у проростков белой горчицы – через 10–15 мин (Cosgrove, 1986). Если освещать красным светом только семядоли, то рост стебля под ними остановится. Эти эффекты связаны с рецепцией красного и дальнего красного света фитохромом, а синего – криптохромом.

Перенос проростка на свет приводит к интенсивному росту листьев за счет растяжения клеток, этиолированный проросток зеленеет, листочки разворачиваются, листовая пластинка дорастает до окончательного размера. Предполагается, что действие света каким-то образом приводит к увеличению растяжимости клеточной стенки. Наиболее крупные листья образуются при умеренном свете (10–50% от дневной интенсивности естественного света), а при слабом и сильном свете вырастают мелкие листья (Цельникер и др., 1982).

Усиление или ослабление растяжения клеток, т. е. дорастание их до большего или меньшего размера, определяет изменение архитектуры корневой системы, как было уже отмечено, и лежит в основе так называемой пластичности роста корней. В разнообразных условиях произрастания, в зависимости от высоты над уровнем моря, плотности, механического состава, увлажненности почвенных горизонтов, от химического состава и pH почвенного раствора, и от климатических особенностей данной местности корневая система одного и того же растения может приобрести различную морфологию, распространяясь на разную глубину в разных направлениях (рис. 5; Lichtenegger, 1983). Вклад растяжения заключается в длине главного и боковых корней, а также кор-

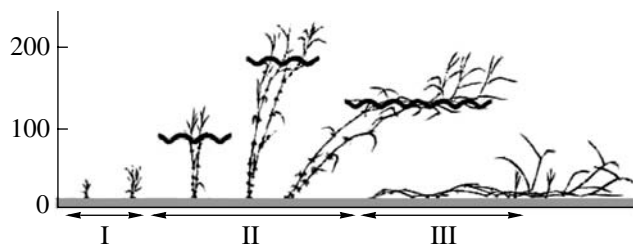


Рис. 6. Изменение морфологии растений глубоководного риса при неоднократном затоплении: I – 2–3 мес до затопления, II – 4–5 мес затопления, III – 1–2 нед после затопления (по: Kende et al., 1998). По оси ординат – глубина затопления, см.

ней следующих порядков ветвления и в компактности корневой системы (числе боковых корней на единицу длины главного корня), поскольку, например, при более коротких клетках главного корня боковые будут располагаться на нем ближе друг к другу.

Еще один наглядный пример – быстрый рост стеблей у затопленных растений, что позволяет растению “высунуться” из воды и продолжать расти, осуществляя нормальный фотосинтез и дыхание в аэробных условиях. Этилен, выделяемый клетками находящегося под водой стебля, накапливается в нем, поскольку не диффундирует в водной среде и ускоряет растяжение его клеток. У частично затопленных растений риса такое быстрое растяжение происходит в междоузлиях стебля (Kende et al., 1998). На рис. 6 показано, как на удлинившихся стеблях листья развиваются над водой. При повторном затоплении следующее быстро удлиняю-

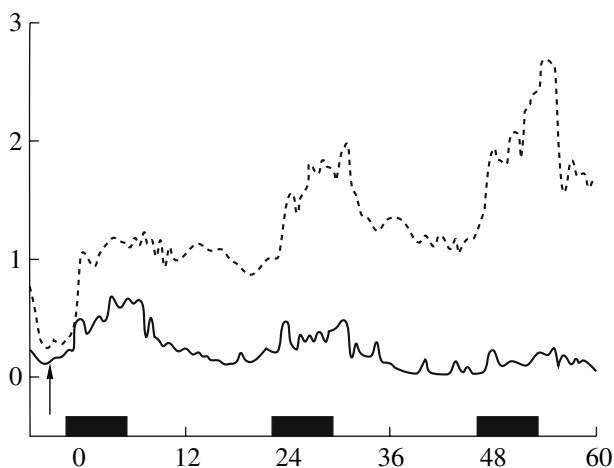


Рис. 7. Скорость удлинения черешка с листом у затопленных (—) и незатопленных (---) растений *Rumex palustris*.

По оси абсцисс – время, ч; по оси ординат – скорость роста в длину, мм/ч. (↑) – начало затопления, (■) – ночные периоды (по: Voesenek et al., 2003).

щееся междоузлие стебля выносит над поверхностью воды узел с развивающимися листьями. Таким образом, быстрое растяжение клеток определяет быстрое изменение всего габитуса растения.

На подводных листьях растений болотного щавеля, устойчивого к затоплению, действие этилена было имитировано экспериментально (Voesenek et al., 2003) и показано, что в течение нескольких часов резко усиливается удлинение черешков листьев за счет растяжения клеток (рис. 7) и сами листья приобретают вертикальное положение.

Можно привести еще ряд примеров, как изменения в растяжении клеток тех или иных органов растения влияют на изменения его морфологии, затрагивая уже имевшиеся, ранее образовавшиеся в растении клетки. Однако даже из приведенных примеров ясно, насколько велика роль растяжения клеток в формировании и росте растения. Проблема гормональной регуляции роста растяжением в различных органах не была рассмотрена во всей полноте, поскольку она требует отдельного обсуждения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974. 223 с.
- Иванов В.Б. Некоторые вопросы клеточной организации роста растений // Биология развития растений. М.: Наука, 1975. С. 111–125.
- Иванов В.Б. Рост и размножение клеток в корне // Физиология корня. Т. 1. М.: ВИНТИ, 1978. С. 7–58. (Сер. Физиология растений)
- Клячко Н.Л. Актин растений: множественные уровни регуляции // Физиология растений. 2006. Т. 53. С. 790–798.
- Кулиева Л.К., Обручева Н.В., Прокофьев А.А. О физиологической зрелости созревающих семян *Gossypium barbadense* L. // Там же. 1984. Т. 31. С. 732–736.
- Месенко М.М., Иванов В.Б. Влияние стимулятора и ингибиторов H^+ -АТФазы на рост клеток в корнях кукурузы // Там же. 2005. Т. 52. С. 558–565.
- Обручева Н.В. Физиология растущих клеток корня. М.: Наука, 1965. 111 с.
- Обручева Н.В. Прорастание семян // Физиология семян / Под ред. Прокофьева А.А. М.: Наука, 1982. С. 223–274.
- Обручева Н.В., Антипова О.В. Физиология инициации прорастания семян // Физиология растений. 1997. Т. 44. С. 287–302.
- Обручева Н.В., Антипова О.В. Общность физиологических механизмов подготовки к прорастанию у семян с различным типом покоя // Там же. 1999. Т. 46. С. 426–431.
- Обручева Н.В., Антипова О.В. Роль поступления воды в переходе рекальцитрантных семян от покоя к прорастанию // Там же. 2004. Т. 51. С. 942–951.
- Обручева Н.В., Ковадло Л.С., Прокофьев А.А. Уровень оводненности как пусковой фактор мобилизации

- крахмала и белка при прорастании семян гороха // Там же. 1988. Т. 35. С. 322–328.
- Обручева Н.В., Антипова О.В., Иванова И.М. Запуск роста осевых органов и его подготовка при прорастании семян, находящихся в вынужденном покое. 1. Накопление осмотически активных веществ в осевых органах семян кормовых бобов // Там же. 1993. Т. 40. С. 742–748.
- Полевой В.В., Саламатова Т.С. Механизмы регуляции роста клеток // Биология развития растений. М.: Наука, 1975. С. 111–125.
- Полевой В.В., Шарова Е.И., Танкелюн О.В. О роли H^+ -помпы в действии ИУК на биопотенциал и рост отрезков coleoptилей кукурузы // Физиология растений. 1989. Т. 36. С. 998–1002.
- Потапов Н.Г. Закономерности передвижения веществ в корневой системе // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1962. № 2. С. 181–192.
- Трофимова М.С., Жесткова И.М., Андреев И.М. и др. Осмотическая водная проницаемость вакуолярных и плазматических мембран, изолированных из корней кукурузы // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 341–348.
- Хавкин Э.Е. Формирование метаболических систем в растущих клетках растений / Под ред. Реймерса Ф.Э. Новосибирск: Наука, 1977. 221 с.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 211 с.
- Цельникер Ю.Л., Осипова О.П., Николаева М.К. Физиологические аспекты адаптации листьев к условиям освещения // Физиология фотосинтеза / Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1982. С. 187–203.
- Шанько А.В., Месенко М.М., Клычников О.И. и др. Активность протонной помпы в растущей части корня кукурузы: корреляция с 14-3-3 белками и изменения при осмотическом стрессе // Биохимия. 2003. Т. 68. С. 1639–1647.
- Шарова Е.И. Клеточная стенка растений. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2004. 152 с.
- Шижнева И.А., Новикова Г.В., Обручева Н.В. Аквапорины тонопласта и плазмалеммы из осевых органов семян бобов в процессе прорастания // Докл. АН. 2007. Т. 413. С. 1–4.
- Antipova O.V., Bartova L.M., Kalashnikova T.S. et al. Fusicoccin-induced cell elongation and endogenous fusicoccin-like ligands in germinating seeds // Plant Physiol. Biochem. 2003. V. 41. P. 157–164.
- Baluska F., Kubica S., Hauskrecht M. Postmitotic “isodiametric” cell growth in maize root apex // Planta. 1990. V. 181. P. 269–274.
- Baluska F., Barlow P.W., Kubica S. Importance of the postmitotic isodiametric growth (PIG) region for growth and development of roots // Structure and function of roots. Dordrecht: Kluwer Acad. Press, 1995. P. 41–51.
- Baluska F., Volkmann D., Barlow P.W. Specialized zones of development in roots: view from the cellular level // Plant Physiol. 1996. V. 112. P. 3–4.
- Baluska F., Jasik J., Edelman H. et al. Latrunculin B-induced plant dwarfism // Devel. Biol. 2001. V. 231. P. 113–124.
- Boller T., Wiemken A. Dynamics of vacuolar compartmentation // Annu. Rev. Plant Physiol. 1986. V. 37. P. 137–164.
- Cailloux M. Metabolism and the absorption of water by root hairs // Can. J. Bot. 1972. V. 50. P. 557–573.
- Chrispeels M.J., Crawford N.M., Schroeder J.I. Proteins for transport of water and mineral nutrients across the membranes of plant cells // Plant Cell. 1999. V. 11. P. 661–675.
- Cosgrove D.J. Photomodulation of growth // Photomorphogenesis in plants / Eds Kendrick R.E., Kronenberg G.H.M. Hague: Martinus Nijhof Publ., 1986. P. 341–368.
- Cosgrove D.J. Cell wall loosening by expansins // Plant Physiol. 1998. V. 118. P. 333–339.
- Cosgrove D.J. Enzymes and other agents that enhance cell wall extensibility // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1999. V. 50. P. 391–417.
- Dale J.E. The control of leaf expansion // Ibid. 1988. V. 39. P. 267–295.
- De Cnodder T., Verbelen J.-P., Vissenberg K. The control of cell size and rate of elongation in the *Arabidopsis* root // The expanding cell. Berlin: Springer Verlag, 2006. P. 249–269.
- Dong C.H., Xia G.X., Hong Y. et al. ADF proteins are involved in the control of flowering and regulate F-actin organization, cell expansion and organ growth in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2001. V. 13. P. 1333–1346.
- Evans M.L. Functions of hormones at the cellular level of organization // Encycl. Plant Physiol. 1978. V. 10. P. 23–79.
- Fricke W., Chaumont F. Solute and water relations in growing plant cells // The expanding cell. Berlin: Springer Verlag, 2006. P. 7–31.
- Green P.B. Expression of pattern in plants: combined molecular and calculus-based biophysical paradigms // Amer. J. Bot. 1999. V. 86. P. 1059–1076.
- Haber A.H. Ionizing radiations as research tools // Annu. Rev. Plant Physiol. 1968. V. 19. P. 463–489.
- Herman E.M., Li X., Su R.T. et al. Vacuolar-type H^+ -ATPases are associated with the endoplasmic reticulum and provacuoles in root tip cells // Plant Physiol. 1994. V. 106. P. 1313–1324.
- Honda S.I., Hongladarom-Honda T., Kwanyen P. et al. Interpretation on chloroplast reproduction derived from correlation between cells and chloroplasts // Planta. 1971. V. 97. P. 1–16.
- Hussey P.J., Ketelaar T., Deeks M.J. Control of the actin cytoskeleton in plant cell growth // Annu. Rev. Plant Biol. 2006. V. 57. P. 109–125.
- Ivanov V.B. Relationship between cell proliferation and transition to elongation in plant roots // Int. J. Devel. Biol. 1997. V. 41. P. 907–915.
- Kaldenhoff R., Grote K., Zhu J.J. et al. Significance of plasmalemma aquaporins for water transport in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. 1998. V. 14. P. 121–128.
- Kende H., Van de Knaap E., Cho H.T. Deepwater rice : a model plant to study stem elongation // Plant Physiol. 1998. V. 118. P. 1105–1110.
- Le J., Vandenbussche F., Van der Straeten D. et al. An early response to ethylene of *Arabidopsis* root cell elongation is up- and down-regulated and uncoupled from differentiation // Ibid. 2001. V. 125. P. 519–522.

- Lee D.K., Ahn J.H., Song S.K. et al. Expression of an expansin gene is correlated with root elongation in soybean // *Ibid.* 2003. V. 131. P. 985–997.
- Lichtenegger E. Wurzel- und Bodentyp als Ausdruck des Standortes // Root ecology and its practical application / Eds Boehm W. et al. Irnding, Austria: Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft, 1983. S. 369–388.
- Ludevid D., Hofte H., Himelblau E. et al. The expression pattern of the tonoplast intrinsic protein γ -TIP in *Arabidopsis thaliana* is correlated with cell enlargement // *Plant Physiol.* 1992. V. 100. P. 1633–1639.
- Maeshima M. Development of vacuolar membranes during elongation of cells in mung bean hypocotyls // *Plant Cell Physiol.* 1990. V. 31. P. 311–317.
- Maeshima M., Hara-Nishimura I., Takeuchi Y. et al. Accumulation of vacuolar H⁺-pyrophosphatase and H⁺-ATPase during reformation of the central vacuole in germinating pumpkin seeds // *Plant Physiol.* 1994. V. 106. P. 61–69.
- Marty F. Plant vacuoles // *Plant Cell.* 1999. V. 11. P. 587–599.
- Maurel C. Aquaporins and water permeability of plasma membranes // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1997. V. 48. P. 399–429.
- Maurel C., Tacnet F., Guclu J. et al. Purified vesicles of tobacco cell vacuolar and plasma membranes exhibit dramatically different water permeability and water channel activity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1997. V. 94. P. 7103–7108.
- Mullet J.E. Chloroplast development and gene expression // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1988. V. 39. P. 475–502.
- Niemietz C.M., Tyerman S.T. Characterization of water channels in wheat root membrane vesicles // *Plant Physiol.* 1997. V. 115. P. 561–567.
- Obroucheva N.V. Physiology of growing root cells // *Development and function of roots* / Eds Torrey J.G., Clarkson D.T. L.: Acad. Press, 1975. P. 279–298.
- Obroucheva N.V. Seed germination: a guide to the early stages. Leiden: Backhuys Publ., 1999. 158 p.
- Park M., Kim S.J., Vitale A. et al. Identification of the protein storage vacuole and protein targeting to the vacuole in leaf cells of three plant species // *Plant Physiol.* 2004. V. 134. P. 625–639.
- Shimaoka T., Ohnishi M., Sazuka T. et al. Isolation of intact vacuoles and proteomic analysis of tonoplast from suspension-cultured cells of *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.* 2004. V. 45. P. 672–683.
- Smalle J., Van der Straeten D. Ethylene and vegetative development // *Physiol. Plant.* 1997. V. 100. P. 593–605.
- Smith L.G., Oppenheimer D.G. Spatial control of cell expansion by the plant skeleton // *Annu. Rev. Cell Devel. Biol.* 2005. V. 21. P. 271–295.
- Stiles K.A., Van Volkenburgh E. Light-regulated leaf expansion in two *Populus* species: dependence on developmentally controlled ion transport // *J. Exp. Bot.* 2002. V. 53. P. 1651–1657.
- Sunderland N. Cell division and expansion in the growth of the leaf // *Ibid.* 1960. V. 7. P. 126–145.
- Sze H., Li X., Palmgren M.G. Energization of plant cell membranes by H⁺-pumping ATPases: regulation and biosynthesis // *Plant Cell.* 1999. V. 11. P. 677–689.
- Van der Weele C. M., Jiang H.S., Palaniappan K.K. et al. A new algorithm for computational image analysis of deformable motion at high spatial and temporal resolution applied to root growth. Roughly uniform elongation in the meristem and also, after an abrupt acceleration, in the elongation zone // *Plant Physiol.* 2003. V. 132. P. 1138–1148.
- Voesenek L.A.C.J., Benschop J.J., Bou J. et al. Interactions between plant hormones regulate submergence-induced shoot elongation in the flooding-tolerant dicot *Rumex palustris* // *Ann. Bot.* 2003. V. 91. P. 205–211.
- Willigen C.V., Postaire O., Tournaire-Roux C. et al. Expression and inhibition of aquaporins in germinating *Arabidopsis* seeds // *Plant Cell Physiol.* 2006. V. 47. P. 1241–1250.

Cell Elongation as an Inseparable Component of Growth in Terrestrial Plants

N. V. Obroucheva

Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Botanicheskaya ul. 35, Moscow 127276, Russia

E-mail: obroucheva@ippras.ru

Abstract—The review is dedicated to the role of cell elongation in plant growth and morphogenesis. The ratios of cell division to elongation, cell competence for the initiation of elongation, main features of the metabolism of elongating cells, and physiological processes realizing elongation have been considered on the examples of seed germination and growth of roots, stems, and leaves. A special attention was paid to the vacuole as a specific feature of plant cells, pathways of its formation, and its role in maintenance of ion and water homeostasis in the elongating cell. The plant can modify its morphology according to changes in the environmental conditions via cell elongation.

Key words: plant morphogenesis, cell elongation, vacuolation, acid growth, metabolism, water homeostasis, ion homeostasis.