

ПЛАЗМОДЕСМЫ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (PHAEORHYZEAE): СТРОЕНИЕ, ЛОКАЛИЗАЦИЯ И ФУНКЦИИ

© 2023 г. Е. О. Кудрявцева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия
e-mail: ekato393@mail.ru

Поступила в редакцию 31.05.2023 г.

После доработки 02.10.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

В обзоре изложена история изучения плазмодесм бурых водорослей, описана их ультраструктура, отличающаяся от таковой у других групп водорослей и наземных растений, приведены варианты локализации плазмодесм у разных представителей PhaeorhYZeae — от разрозненного расположения до организации в поровые поля, перечислены функции, выполняемые плазмодесмами в талломах бурых водорослей, обозначены возможные перспективы дальнейшего изучения этих структур.

Ключевые слова: бурые водоросли, плазмодесмы, межклеточные связи, поровые поля, ультраструктура

DOI: 10.31857/S0006813623100046, **EDN:** GZFTZTV

Бурые водоросли (класс PhaeorhYZeae Kjellm.) — это уникальная и многообразная группа организмов, обладающих широким спектром форм и высокой морфологической пластичностью, что позволяет им повсеместно господствовать в прибрежных морских экосистемах. Несмотря на различия в структурной организации, у всех представителей класса связь между клетками и транспорт веществ в талломах осуществляется через плазмодесмы — межклеточные коммуникации, напоминающие таковые у наземных растений, но вместе с тем имеющие ряд существенных отличий, обусловленных независимым происхождением.

Исследованию плазмодесм и внутриталлового транспорта у бурых водорослей уделяется мало внимания. До сих пор межклеточные коммуникации PhaeorhYZeae изучались на сравнительно узком круге представителей. Остается множество неясных моментов, касающихся как строения плазмодесм, возможных вариаций их пространственного расположения, механизмов передачи через них и характера транспортируемых веществ, так и полного понимания их роли.

Структурная организация и морфогенез бурых водорослей

Прежде чем перейти к описанию строения плазмодесм бурых водорослей, следует обозна-

чить некоторые морфологические особенности данной группы.

На сегодняшний день неоспоримым фактом является принадлежность бурых водорослей к царству Chromista. Впервые предположение об этом выдвинул в 1981 г. Т. Кавалье-Смит, разработавший свою филогенетическую систему на основании особенностей ультраструктуры (Cavalier-Smith, 1981). Позднее его догадка была подтверждена посредством молекулярно-филогенетического анализа (Cavalier-Smith, 1986, 1993). Между PhaeorhYZeae и другими группами водорослей существует большая филогенетическая дистанция (Charrier et al., 2012), и эта отдаленность обуславливает уникальность многих признаков и независимость их приобретения. Механизмы эволюции бурых водорослей все еще остаются малоизученными.

Все представители PhaeorhYZeae являются многоклеточными организмами (Zinova, 1953; Sedova, 1977; Saut, Uittik, 1990; Masyuk, 1993; De Reviers et al., 2007). Их талломы могут иметь различную структурную организацию. По степени усложнения морфологической структуры выделяют нитчатый (трихальный), разнонитчатый (гетеротрихальный), псевдопаренхиматозный и паренхиматозный типы талломов (Masyuk, 1993; Charrier et al., 2012). Усложнение структурной организации у бурых водорослей шло различными путями (Masyuk, 1993), возникая, по-видимому, независимо в разных порядках. Поэтому на филогенетическом древе не наблюдается плавного

перехода от представителей с самым простым талломом до наиболее сложно устроенных Phaeophyceae (Silberfeld et al., 2010; Bringloe et al., 2020). Нельзя называть ту или иную кладу более или менее примитивной по отношению к другой, поскольку каждая из них продолжала обособленно развиваться на протяжении всего периода времени после своего отделения от общего предка. Однако, опираясь на морфологические признаки, можно назвать наиболее примитивный (базовый) тип структурной организации таллома и проследить пути его усложнения в отдельных группах.

Самым простым морфологическим типом таллома у бурых водорослей считается нитчатый. Нити могут быть однородными или многорядными, ветвящимися или нет, но все клетки в них, за исключением апикальных и базальных, однотипны и морфологически равноценны (Masyuk, 1993; Charrier et al., 2012). Нитчатые талломы характерны, к примеру, для представителей родов *Choristocarpus* Zanardini и *Discosporangium* Falkenb. (Kawai et al., 2007). Разнонитчатая структура возникла как результат усложнения нитчатой. Для таких водорослей характерна дифференцировка клеток, составляющих нить, а также дифференцировка самих нитей на участки, приспособленные к прикреплению, ассимиляции или размножению, как у представителей родов *Ectocarpus* Lyngb. и *Pylaiella* Bory (Zinova, 1953; Masyuk, 1993). Псевдопаренхиматозный тип структурной организации заходит дальше по пути дифференцировки различных частей слоевища. Такие талломы образуются за счет срастания разветвленных нитей. Осевые нити располагаются в центре, они теряют способность к фотосинтезу и становятся бесцветными. В то же время боковые веточки путем срастания или ограничения роста формируют ассимилирующую “кору”. Подобное строение характерно для представителей родов *Chordaria* C. Agardh, *Elachista* Duby, *Eudesme* J. Agardh и многих других. У наиболее высокоразвитых псевдопаренхиматозных форм может образовываться периферический слой, усиливающий механическую прочность слоевища, или меристодерма в самом внешнем слое коры, обеспечивающая рост в толщину (Zinova, 1953; Masyuk, 1993). Но все эти структурные образования являются ложными тканями. Настоящие, пусть и примитивные, ткани присутствуют только у водорослей с паренхиматозным талломом. Клетки таких водорослей приобретают способность делиться сразу в трех направлениях, формируя сложные объемные структуры (Masyuk, 1993; Charrier et al., 2012). Простейшее тканевое строение присуще таким водорослям, как *Scytosiphon* C. Agardh, *Delamarea* Har., *Sphacelaria* Lyngb. и *Dictyota* J.V. Lamour., а наиболее сложно устроены представители порядков Fucales Bory и Laminariales Mig. (Masyuk, 1993). Наиболее выражен-

ная способность к морфологической дифференциации и специализации внутри таллома позволила паренхиматозным водорослям образовывать не только ткани, но и отдельные органы, служащие для механической устойчивости, ассимиляции, прикрепления или размножения.

Относительно слабая дифференцированность клеток и простота строения — залог высокой морфологической пластичности бурых водорослей, их способности приспосабливаться к меняющимся условиям среды. На морфогенез даже наиболее высоко организованных водорослей влияют сезонные изменения, температура и соленость воды, глубина произрастания, механическое воздействие в виде волновой активности, плотность поселения, выедание травоядными. К примеру, внешний вид представителей ламинариевых может заметно варьировать в зависимости от их возраста, времени года, распреснения и прибойности, концентрации биогенов. Пластины могут сильнее расщепляться или, наоборот, приобретать большую целостность в зависимости от сроков спороношения, волнистые тонкие перепончатые края в тихих водах сменяются ровными и толстыми в прибойных местах, изменяется длина стволика и число ризоидов в зависимости от волновой активности (Ryzhik et al., 2004; Kusidi, 2007; Kusidi, Klochkova, 2009). В разных условиях один и тот же вид может образовывать значительно отличающиеся друг от друга формы. Оказалось, что многие представители бурых водорослей, ранее считавшиеся самостоятельными видами, в действительности являются формами или разновидностями других видов (Svendsen, Kain, 1971).

Первичный рост обеспечивается делением клеток в меристематической зоне. Выделяется несколько типов роста у бурых водорослей: апикальный (терминальный), трихоталлический, диффузный и интеркалярный (Perestenko, 1972; Masyuk, 1993; Charrier et al., 2012). Апикальный рост считается первичным для бурых водорослей, а интеркалярный возник уже позднее у более высокоразвитых видов. В то же время, некоторые сложные Phaeophyceae, например, представители порядка Fucales, приобрели апикальный рост вторично (Charrier et al., 2012).

Значительное влияние на морфогенез оказывают и оси роста. Организм может расти в одном направлении за счет лишь поперечных делений (за исключением участков с ветвлениями) — и тогда можно говорить о гаплостихозном (одноосевом) росте (Masyuk, 1993; Charrier et al., 2012). Когда формирование объемных структур достигается путем одновременно и поперечных, и продольных делений, такой тип роста называется полистихозным (многоосевым). Наконец, непосредственно трехмерный рост, при котором клетки таллома делятся в трех направлениях, — паренхиматозный.

История исследования плазмодесм бурых водорослей

Впервые поры и проходящие через них протоплазматические тяжи были описаны в ситовидных пластинках ситовидных элементов ламинариевых водоросли *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh еще в конце XIX века (по Bisalputra, 1966). Свою роль сыграло и то обстоятельство, что поры в поперечных перегородках ситовидных элементов имеют более крупные размеры, чем поры между какими-либо иными типами клеток, и в связи с этим их содержимое гораздо проще рассмотреть без использования электронного микроскопа (Terauchi et al., 2015). В дальнейшем ограничение возможностей световой микроскопии не позволяла альгологам шагнуть дальше изучения перфораций в ситовидных пластинках. Однако уже в начале XX века стало известно, что межклеточные связи характерны не только для проводящих элементов, но и для всех остальных тканей таллома, обеспечивая тем самым протоплазматическую непрерывность (Sykes, 1908).

Появление электронной микроскопии существенно расширило возможности исследователей, и уже в 60-е годы прошлого столетия был опубликован ряд работ, посвященных ультраструктуре клеточной стенки бурых водорослей. Впервые на апикальных клетках *Dictyota* были описаны “ямки” — хорошо различимые участки клеточной стенки с близко расположенными порами (Dawes et al., 1960); сейчас эти структуры носят название поровых полей (“pit fields”). В клетках меристодермы и коры у *Fucus* L. и *Egregia* Aresch. были обнаружены сходные по своей структуре поровые поля от 0.5 до 5 мкм в диаметре, содержащие множество равномерно расположенных пор диаметром около 40 нм, в просветах которых были отчетливо различимы плазмодесмы диаметром 25–30 нм (Bisalputra, 1966). Отмечено, что участки, на которых расположены поровые поля, значительно уступают в толщине окружающей клеточной стенке.

В дальнейшем большое внимание также продолжали уделять плазмодесмам в ситовидных пластинках проводящих элементов. Ультраструктурные исследования в этой области показали, что поры в поперечных перегородках проводящих клеток могут различаться по диаметру и плотности расположения в зависимости от видовой принадлежности объекта, его возраста, участка таллома и степени зрелости ситовидного элемента (Marchant, 1976). Описан процесс заложения вторичных плазмодесм в ситовидной пластинке у *M. pyrifera* (см. ниже).

Однако спектр рассматриваемых видов был ограничен: в большинстве случаев исследователи занимались представителями с паренхиматозным типом таллома, среди которых преобладали ла-

минариевые и фукусовые. Нитчатые и псевдопаренхиматозные формы практически не изучались.

Было показано, что диаметр плазмодесм у бурых водорослей может составлять от 10 до 40 нм по данным, собранным разными исследователями, работавшими с различными видами Phaeophyceae: *Sphacelaria rigidula* Kütz., *Halopteris congesta* (Reinke) Sauv., *Dictyota dichotoma* (Huds.) J.V. Lamour., *Laminaria digitata* (Huds.) J.V. Lamour., *L. hyperborea* (Gunnerus) Foslie, *Saccharina latissima* (L.) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, *Fucus vesiculosus* L., *Sargassum pallidum* (Turner) C. Agardh и т.д. (McCully, 1968; Davies et al., 1973; Kamnev, 1989; Katsaros et al., 2009; Terauchi et al., 2012).

В 80-х гг. XX века для двух видов ламинарий продемонстрировано существование непрерывного цитоплазматического пути транспорта ассимилятов из фотосинтезирующих клеток коры к центральной части таллома (Schmitz, Kühn, 1982). Показана четкая взаимосвязь между клетками корового слоя и проводящими элементами, обеспечиваемая посредством поровых полей в клеточных стенках. Определены размеры поровых полей, их количество в клетке и плотность расположения входящих в них плазмодесм.

Открытия второй половины XX века в области исследования плазмодесм у Phaeophyceae подытожены в обзоре М. Кука и Л. Грэхэма (Cook, Graham, 1999). Авторы констатируют, что для всех бурых водорослей характерны плазмодесмы определенного типа, которые возникли, по-видимому, на ранних этапах эволюционного развития данной группы. Образование плазмодесм происходит в цитокинезе как у представителей, делящихся бороздкой, так и у более продвинутых, формирующих разделительную пластинку.

Со времени появления метода электронной микроскопии не утихали споры о том, содержат ли плазмодесмы десмотубулы — включения эндоплазматического ретикулума (ЭПР), подобно таковым у высших растений. Полученные данные были противоречивы, часть исследователей утверждали, что плазмодесмы бурых водорослей представляют собой простые плазматические каналы, в то время как другие предоставляли свидетельства наличия десмотубул в просветах плазмодесм. Последние утверждения преимущественно относились к представителям ламинариевых водорослей.

В XXI веке спор разрешился в пользу отсутствия десмотубул в плазмодесмах Phaeophyceae (Raven, 2005). Описаны гигантские плазмодесмы в ситовидных пластинках у *M. pyrifera*, достигающие 1 мкм в диаметре. Внимание исследователей привлек физиологический аспект процесса дальнего транспорта через проводящие элементы высокооразвитых макрофитов (Raven, 2003). В то же время транспорт через плазмодесмы в клетках

других типов тканей остается практически неизученным.

Зафиксирован и впоследствии детально описан процесс формирования плазмодесм в цитокинезе (Katsaros et al., 2009; Terauchi et al., 2012; Nagasato et al., 2014). Показано, что плазмодесмы у ряда представителей Phaeophyceae закладываются уже на самых ранних этапах цитокинеза: в зарождающейся цитокинетической диафрагме образуются трубчатые микроканалы, пронизывающие ее насквозь — преплазмодесмы. Формирующаяся клеточная пластинка содержит многочисленные преплазмодесмы. В богатых ими областях синтез клеточной стенки протекает быстрее. У видов рода *Dictyota* после завершения цитокинеза места концентрации преплазмодесм преобразуются в поровые поля (Terauchi et al., 2012).

Наблюдая за протеканием цитокинеза в зиготах бурых водорослей видов *Fucus distichus* L., *Dictyota dichotoma*, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link и *Saccharina japonica* (Aresch.) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders, исследователи сообщали, что при первых делениях зигот плазмодесмы не закладывались в цитокинезе, но впоследствии были найдены во всех клеточных стенках растущих зародышей (Terauchi et al., 2012, 2015; Nagasato et al., 2015). Данные наблюдения позволяют сделать предположение о возможности постцитокинетического образования плазмодесм.

Возрос интерес к формированию поровых полей у Phaeophyceae. В некоторых случаях, как уже говорилось, описывается закладка поровых полей в цитокинезе, как у *Dictyota dichotoma* (Terauchi et al., 2012). В других — прослеживается плавное возрастание плотности разрозненных плазмодесм в эмбриогенезе вплоть до образования поровых полей, как у *Fucus distichus* (Nagasato et al., 2015). У представителей родов *Ectocarpus* и *Sphacelaria* отмечается полное отсутствие поровых полей (Terauchi et al., 2015). Поровые поля могут достаточно сильно варьировать по размерам, количеству в клетке и числу входящих в них плазмодесм у представителей различных порядков Phaeophyceae (Terauchi et al., 2015).

В последние годы встал вопрос о механизмах транспорта через плазмодесмы бурых водорослей. Исследуются пропускная способность плазмодесм, предельные размеры транспортируемых молекул, направления тока (Terauchi et al., 2015; Nagasato et al., 2015, 2017). Показано, что плазмодесмы бурых водорослей способны транспортировать более крупные молекулы, чем у высших растений. Пропускная способность в клетках с поровыми полями отличается от таковой у клеток, несущих лишь разрозненные плазмодесмы. У проростков *F. distichus*, талломы которых уже дифференцировались на первичную пластинку со сформированными поровыми полями и на

первичный ризоид, в котором поровые поля еще не образовались, в ризоидальные клетки транспортируются более крупные молекулы, в то время как в область пластинки они не проникают (Nagasato et al., 2015). Авторами было выдвинуто предположение, что поровые поля каким-то образом регулируют размеры транспортируемых между клетками молекул. В то же время все еще остается неизвестным, способны ли плазмодесмы у бурых водорослей изменять свой диаметр в целях регуляции проводимости.

Строение плазмодесм бурых водорослей

По своему строению плазмодесмы Phaeophyceae (рис. 1a) сходны с таковыми у высших растений: пронизывая клеточную стенку через поры, они соединяют две соседних клетки цитоплазматическими тяжами, покрытыми мембраной, являющейся продолжением плазмалеммы. Однако, поскольку филогенетически линии бурых водорослей и зеленых растений разобщены, плазмодесмы Phaeophyceae сформировались независимо у этой группы, и видимое сходство является результатом конвергенции (Charrier et al., 2012). Этим объясняются все наблюдаемые отличия плазмодесм бурых водорослей от подобных структур высших растений: меньшие размеры, другая локализация, отсутствие десмотубул в просвете, иной способ заложения в цитокинезе (Terauchi et al., 2015).

Что же касается других групп водорослей, то, помимо бурых, плазмодесмы характерны для харовых водорослей (Charophyta Mig.), от которых произошли и наземные растения, а также для некоторых представителей зеленых водорослей (Chlorophyta Rchb.). У зеленых водорослей наличие плазмодесм отмечено в нескольких филогенетически разобщенных порядках, что свидетельствует, по всей видимости, о независимости их происхождения (Raven, 2005). И среди харовых, и среди зеленых водорослей встречаются представители как с десмотубулами, присутствующими в просветах плазмодесм, так и без них (Fraser, Gunning, 1969; Chapman, Good, 1978; Evkaikina et al., 2014). Межклеточные коммуникации у красных водорослей обеспечиваются за счет крупных единичных пор 0.5–2 мкм в диаметре, транспорт через которые регулируется посредством уникальных структур — поровых пробок (Ramus, 1969). Однако такой тип межклеточной связи не имеет ничего общего с плазмодесмами.

Во всех линиях многоклеточных организмов с целлюлозными клеточными стенками параллельно и независимо развивались плазмодесмы. Они выполняют одни и те же функции, но различаются по своему строению и происхождению, являясь не гомологичными, а аналогичными структурами. Плазмодесмы присутствуют у всех

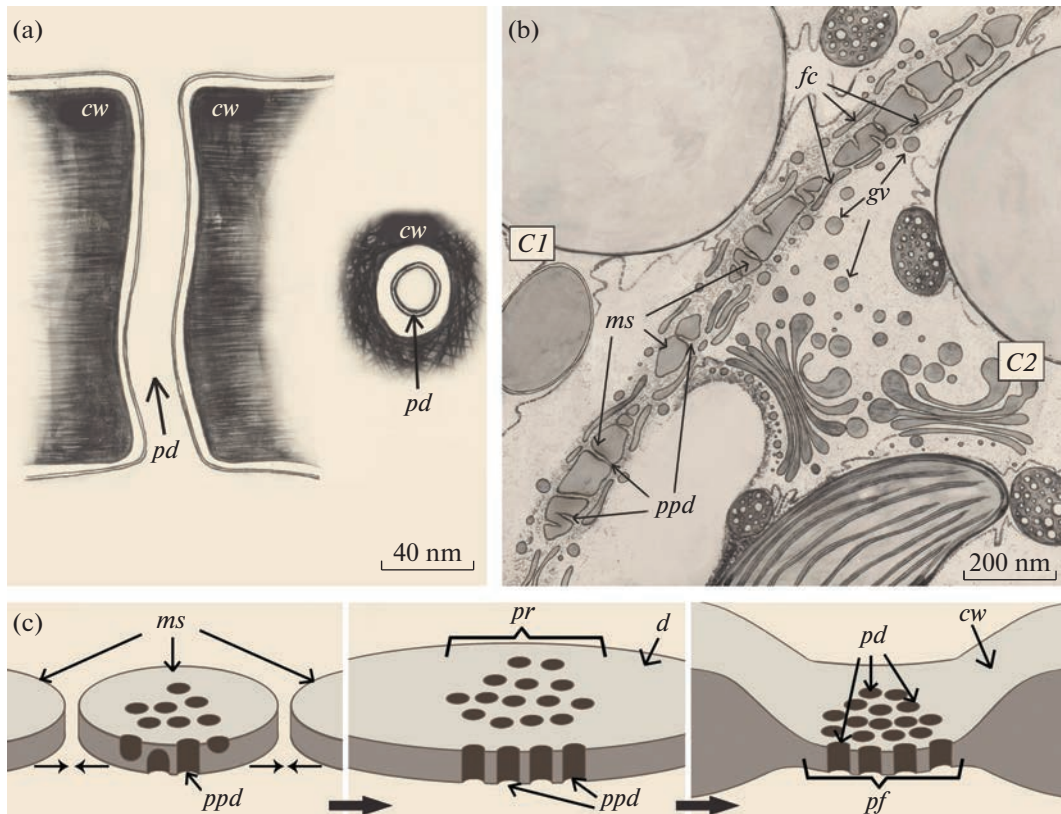


Рис. 1. Строение и формирование плазмодесм бурых водорослей. а – плазмодесма бурых водорослей; б – формирование преплазмодесм в цитокинезе; в – схема формирования плазмодесм и порового поля. *C1* – клетка 1; *C2* – клетка 2; *cw* – клеточная стенка; *d* – цитокинетическая диафрагма; *fc* – плоские цистерны; *gv* – пузырьки Гольджи; *ms* – мембранные мешки; *pd* – плазмодесмы; *pf* – поровое поле; *ppd* – преплазмодесмы; *pr* – богатый плазмодесмами участок разделительной диафрагмы.

Fig. 1. Structure and formation of plasmodesmata of brown algae. а – plasmodesma of brown algae; б – formation of preplasmodesmata in cytokinesis; в – scheme of formation of plasmodesmata and pit field. *C1* – cell 1; *C2* – cell 2; *cw* – cell wall; *d* – cell partition membrane (diaphragm); *fc* – flat cisternae; *gv* – Golgi vesicles; *ms* – membrane sacs; *pd* – plasmodesmata; *pf* – pit field; *ppd* – preplasmodesmata; *pr* – plasmodesmata-rich region of the cell partition membrane.

паренхиматозных форм с клетками, делящимися в трех измерениях, в то время как в однорядных нитчатых и двухмерных плоских талломах различных систематических групп они могут отсутствовать или иметь менее развитую пространственную организацию (Brunkard, Zambryski, 2017).

У наземных растений плазмодесма состоит из внешней мембраны, которая является продолжением плазмалеммы, центральной трубочки плотно сжатого ЭПР (десмотубулы) и цитозольной прослойки между этими мембранами. Размеры их составляют до 30 нм в диаметре. Установлено, что через плазмодесмы способны перемещаться молекулы до 70 кДа (Brunkard, Zambryski, 2017).

Плазмодесмы бурых водорослей могут составлять от 10 до 40 нм в диаметре, в их просвете отсутствуют десмотубулы, однако, имеются электронно-плотные мостики, по-видимому, белковой природы, структура которых до сих пор не была детально описана, поскольку не удалось адекватно рассмотреть ее в просвете плазмодесм

(McCully, 1968; Davies et al., 1973; Kamnev, 1989; Katsaros et al., 2009). Мостики тянутся от внутренней мембраны плазмодесм к центру их просвета, а также от наружной мембраны к клеточной стенке, судя по всему, выполняя связующую функцию между данными структурами (Bourne et Cole, 1968; Terauchi et al., 2012).

Как у наземных растений, так и у бурых водорослей, плазмодесмы могут быть двух типов: первичные и вторичные. Первичными плазмодесмами называются образующиеся в процессе цитокинеза путем захвата мембранных структур формирующимся фрагмопластом. У высших растений фрагмопласт захватывает мембраны ЭПР, которые впоследствии сжимаются в десмотубулы под действием ферментов (Brunkard, Zambryski, 2017).

У бурых водорослей материал, из которого образуются плазмодесмы, является производным сложной мембранной сети, участвующей в формировании разделительной мембраны между дочерними клетками. В состав этой мембранной се-

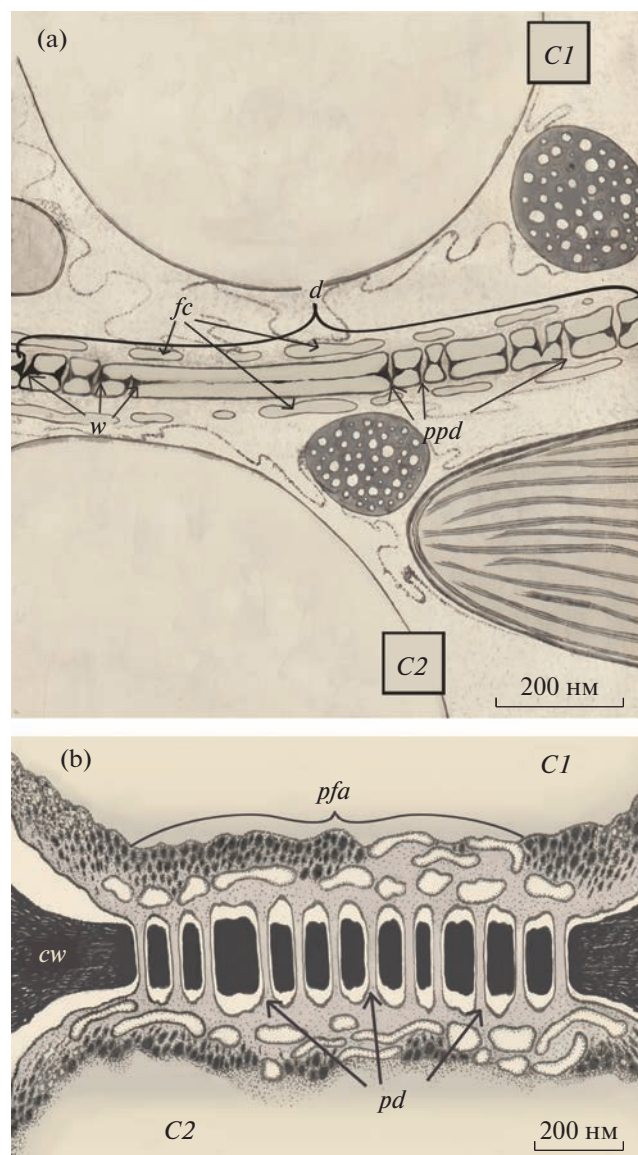


Рис. 2. Формирующиеся и зрелые плазмодесмы в клетках бурых водорослей. а — преплазмодесмы в цитокинетической диафрагме; б — поровое поле. *pfa* — область тонкой клеточной стенки, где лежит поровое поле; *w* — материал начавшей формироваться клеточной стенки. Остальные обозначения см. рис. 1.

Fig. 2. Forming and mature plasmodesmata in brown algae cells. а — preplasmodesmata in the cell partition membrane; б — pit field. *pfa* — region of the thin cell wall containing pit field; *w* — material of the forming cell wall. For other designations see Fig. 1.

ти входят элементы аппарата Гольджи различной степени электронной плотности, ЭПР, аморфные мембранные структуры и плоские цистерны (Katsaros et al., 2009; Nagasato et al., 2010, 2014; Terauchi et al., 2012, 2015).

Формирование плазмодесм в цитокинезе было подробно описано у видов нескольких родов бурых водорослей. У *Dictyota*, *Silvetia* E. Serrão,

T. O. Cho, S. M. Boo et Brawley, *Halopteris* Kütz. и *Sphacelaria* этот процесс однотипен, различаясь лишь в незначительных деталях. Пузырьки и цистерны Гольджи, митохондрии, мембраны ЭПР и особые мембранные структуры — плоские цистерны — выстраиваются вдоль цитокинетической плоскости (Katsaros et al., 2009). В результате слияния пузырьков Гольджи и плоских цистерн формируется цитокинетическая диафрагма — мембранная перегородка между дочерними клетками, на основе которой впоследствии образуется клеточная стенка. На ранних этапах своего развития цитокинетическая диафрагма представляет собой небольшие мембранные островки — так называемые мембранные мешки (рис. 1b, c), которые затем разрастаются и сливаются воедино (Katsaros et al., 2009; Terauchi et al., 2012; Nagasato et al., 2014).

В мембранных мешках образуются воронкообразные впячивания, которые, углубляясь, формируют трубчатые микроканалы, получившие название преплазмодесм (рис. 2a) (Terauchi et al., 2012). Таким образом, в то время как у высших растений образование плазмодесм происходит путем захвата мембран ЭПР и их физического включения в формирующийся фрагмопласт, у бурых водорослей в этом процессе участвуют мембранные мешки. Преплазмодесмы могут быть более или менее равномерно рассеяны в области мембранного мешка. Диаметр преплазмодесм составляет 10–20 нм, как и у зрелых плазмодесм. На примере *Dictyota* показано, что еще на стадии цитокинеза начинается формирование поровых полей: в расположении преплазмодесм в цитокинетической диафрагме заметна кластерность (Terauchi et al., 2015). Эта особенность отличает бурые водоросли от высших (наземных) растений, у которых группировка плазмодесм происходит в процессе роста и растяжения клеточной оболочки. После завершения цитокинеза у бурых водорослей на месте участков цитокинетической диафрагмы, богатых преплазмодесмами, формируются поровые поля (рис. 2b) (Terauchi et al., 2012).

Вторичные плазмодесмы образуются в клеточных стенках постцитокинетически. Механизмы их формирования, очевидно, имеют в основе локальное преобразование клеточной стенки (Brunkard et al., 2015). Однако сами эти механизмы до сих пор не были описаны как для наземных растений, так и для Phaeophyceae.

Описан процесс заложения вторичных плазмодесм в ситовидной пластинке проводящих элементов бурых водорослей, но отсутствуют какие-либо данные о том, чем этот процесс вызывается (Marchant, 1976). Предполагается, что в основе механизма формирования вторичных плазмодесм лежит ферментативное расщепление клеточной стенки ситовидных пластинок (Terauchi et al., 2015). Отчасти благодаря этому в последние годы

появилась тенденция разделять понятия “обычных” плазмодесм и плазмодесм в ситовидных пластинках бурых водорослей: последние зачастую имеют несопоставимый с “обычными” плазмодесмами диаметр (от 38 нм до 2.6 мкм), образуются иным путем, и поэтому могут считаться специализированными структурами проводящих тканей (Terauchi et al., 2015).

Отмечено, что в первых клеточных стенках на начальных этапах деления зигот у *Fucus distichus*, *Dictyota dichotoma*, *Scytosiphon lomentaria* и *Saccharina japonica* плазмодесмы не образовывались в цитокинезе, однако их присутствие фиксировали на более поздних этапах развития (Terauchi et al., 2012, 2015; Nagasato et al., 2015). В связи с этим был сделан вывод о том, что они могут формироваться постцитокинетически, и в таком случае будут считаться вторичными плазмодесмами. Однако процесс постцитокинетического заложения плазмодесм у клеток, не относящихся к ситовидным пластинкам проводящих элементов, так и не был описан. У покрытосеменных растений формирование вторичных плазмодесм может индуцироваться цитокинином (Evaikina et al., 2014). Возможно, и у бурых водорослей этот процесс обусловлен гормонально.

Вокруг плазмодесм высших растений образуются каллозные отложения, которые регулируют транспорт через плазмодесму, ограничивая размер цитозольной прослойки (Brunkard et al., 2015). Каллозные отложения способны деградировать под действием ферментов. Каллоза накапливается ближе к концам плазмодесм, где цитозольная прослойка открывается в цитоплазму. Регуляция транспорта происходит благодаря сужению и расширению просветов плазмодесм посредством отложения или деградации каллозы.

У бурых водорослей в составе клеточных стенок присутствует каллозо-подобное вещество — β -1,3-глюкан, также известное как ламинаран (Raimundo et al., 2017; Nagasato et al., 2022). Но каллозные отложения вокруг плазмодесм не образуются, хотя ранее некоторые исследователи высказывали предположение об их наличии (Bourne, Cole, 1968; Biel, Medyanikov, 1981; Kamnev, 1989). Механизмы регуляции транспорта у бурых водорослей слабо изучены; исследования в этом направлении начали проводить лишь в последние годы (Nagasato et al., 2015; Terauchi et al., 2015).

Локализация плазмодесм

Плазмодесмы у бурых водорослей могут быть равномерно рассеяны на всем протяжении клеточной оболочки (разрозненные плазмодесмы) или же могут быть организованы в поровые поля.

Водоросли, у которых поровые поля не образуются вовсе (рис. 3а), имеют более простую струк-

турную организацию. У нитчатых *Sphacelaria rigidula* и *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngb. плазмодесмы рассеяны по клеточной оболочке на расстоянии около 250 нм друг от друга (Terauchi et al., 2015). Существует свидетельство гораздо более скученного расположения разрозненных плазмодесм у *Sphacelaria tribuloides* Menegh. (Galatis et al., 1977, Fig. 17). Плотность расположения плазмодесм, судя по всему, не является постоянной, поскольку разными авторами приводятся различающиеся показатели этой величины даже у представителей одного вида (Cole, 1970; Terauchi et al., 2015). Считается, что расстояние между разрозненными плазмодесмами составляет 250–265 нм, в то время как расстояние между плазмодесмами, входящими в состав порового поля, не превышает 60–120 нм (Terauchi et al., 2012). У нитчатых гаметофитов *Saccharina japonica* плазмодесмы располагаются достаточно плотно, но поровых полей не формируется, в то время как у спорофита этой водоросли они развиты очень хорошо (Terauchi et al., 2015). У псевдопаренхиматозной водоросли *Eudesme virescens* (Carmich. ex Berk.) J. Agardh плазмодесмы также равномерно разбросаны по клеточной оболочке (Cole, 1969). Кроме того, у *Eudesme* и *Sphacelaria* отмечается наличие большого числа плазмодесм в поперечных клеточных стенках и полное их отсутствие в продольных стенках (Cole, 1969; Galatis et al., 1977).

Поровые поля (рис. 2б; рис. 3б, с) — это участки клеточной стенки, пронизанные множеством плотно сгруппированных плазмодесм. Поровые поля четко различимы на снимках, они имеют округлую или овальную форму, а их количество, площадь, число и плотность расположения входящих в них плазмодесм варьируют у разных видов (Terauchi et al., 2015).

В вегетативных клетках взрослых водорослей поровые поля закладываются уже на этапе цитокинеза, когда при заложении преплазмодесм в клеточной пластинке заметна тенденция к их групповому расположению. У *Dictyota* преплазмодесмы концентрируются в определенных ограниченных областях цитокинетической диафрагмы, которые впоследствии, после окончания цитокинеза и формирования клеточной стенки, преобразуются в поровые поля (Terauchi et al., 2012). В эмбриогенезе фукусовых описывается плавное возрастание плотности разрозненных плазмодесм у зародыша в течение первых пяти суток существования (Nagasato et al., 2015). Такие данные указывают на то, что у фукусовых водорослей, по-видимому, формирование поровых полей происходит постепенно. Однако затем авторы приводят описание уже десятидневного проростка со сформированными поровыми полями, минуя промежуточные стадии, которые заслуживают особого внимания. Поровые поля обычно соединяют клетки разных слоев коры, а

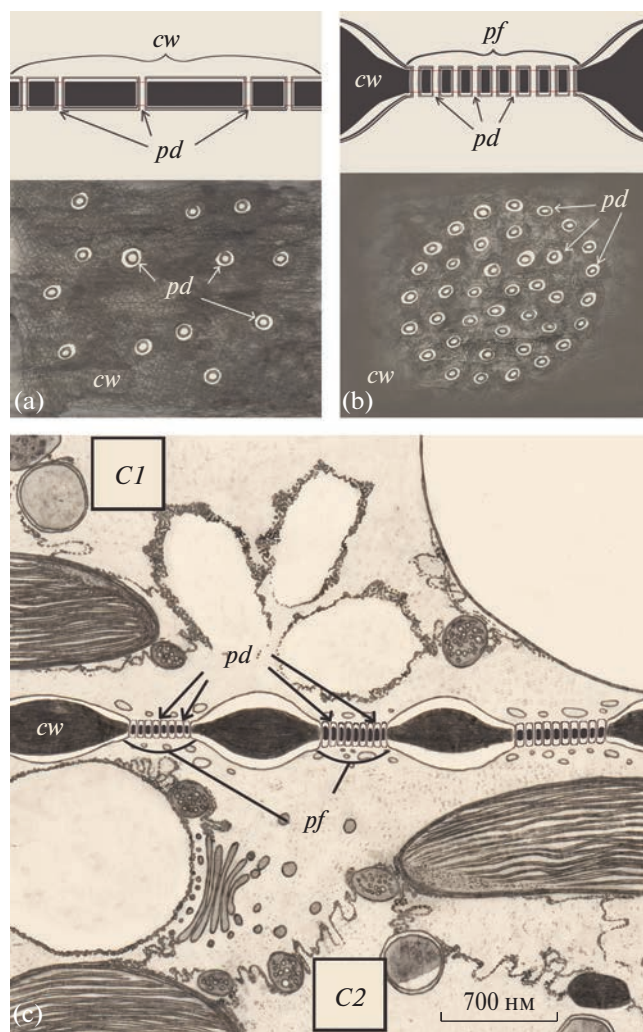


Рис. 3. Локализация плазмодесм в клетках бурых водорослей. а — схема локализации разрозненных плазмодесм в клеточной стенке; б — схема локализации плазмодесм в поровом поле; с — поровые поля в клеточной стенке. Обозначения см. рис. 1.

Fig. 3. Localization of plasmodesmata in brown algae cells. a — scheme of localization of scattered plasmodesmata in the cell wall; b — scheme of localization of plasmodesmata in the pit field; c — pit fields in the cell wall. For designations see Fig. 1.

также коровые клетки с лежащими глубже паренхимными или медулярными (McCully, 1965, 1968; Bourne, Cole, 1968; Terauchi et al., 2015). Очень редко отмечается наличие поровых полей и в боковых клеточных стенках, между клетками одного слоя, как у диктиотовой водоросли *Zonaria farlowii* Setch. et N.L. Gardner (Liddle, Neushul, 1969).

Поровые поля обнаружены у представителей порядков Ectocarpales Bessey, Sphacelariales Mig., Dictyotales Bory, Laminariales, Fucales и Desmarestiales Setch. et N.L. Gardner с паренхиматозными талломами (McCully, 1965, 1968; Bourne, Cole, 1968; Liddle, Neushul, 1969; Davies et al., 1973; Ter-

auchi et al., 2015). Однако эти структуры очень сильно отличаются по своим параметрам от порядка к порядку. В клетках представителей Dictyotales и Laminariales наблюдаются множественные поровые поля с небольшой площадью: 0.6 мкм^2 у первых и 0.3 мкм^2 у вторых. При этом поровые поля в этих группах характеризуются наибольшей плотностью распределения плазмодесм. У Fucales, напротив, клетки могут содержать лишь по одному поровому полю внушительной площади (около 10 мкм^2), плазмодесмы в котором расположены достаточно разреженно, но зато в очень большом количестве. В порядке Desmarestiales и семействе Scytosiphonaceae Farl. порядка Ectocarpales толщина клеточной стенки в области поровых полей не отличается от толщины свободных от плазмодесм участков оболочки. Для этих групп не установлено количество поровых полей, которые могут встречаться в одной клетке. Плотность распределения плазмодесм в поровых полях у них самая низкая, и, соответственно, расстояние между плазмодесмами самое большое. Площадь поровых полей составляет приблизительно 1.1 мкм^2 у Scytosiphonaceae и около 4.4 мкм^2 у Desmarestiales.

Интересная картина отмечена для паренхиматозного представителя порядка Sphacelariales *Phaeostrophion irregulare* Setch. et N.L. Gardner: поровые поля у данного вида не имеют четких границ, а плазмодесмы в их пределах лежат менее плотно, чем у водорослей из других порядков (Bourne, Cole, 1968). Возможно, такая локализация плазмодесм является переходной от состояния разрозненности к концентрации в поровое поле.

Существуют противоречивые данные относительно представителей семейства Scytosiphonaceae. Для *Scytosiphon lomentaria* характерна наиболее просто устроенная паренхиматозная организация (Masyuk, 1993). Описано как полное отсутствие поровых полей у данного вида наряду с другими представителями семейства (Cole, 1970), так и их наличие (Terauchi et al., 2015). Такие противоречия вызывают несомненный интерес, поскольку их разрешение способно пролить свет на закономерности возникновения поровых полей у бурых водорослей.

Функции плазмодесм

У бурых водорослей присутствуют приспособления для ближнего и дальнего транспорта веществ. Плазмодесмы обеспечивают ближний транспорт между соседними клетками. Дальний же транспорт осуществляется ситовидными элементами, которые представлены трубчатыми гифами и ситовидными клетками (Petrov, 1977; Schmitz, 2012; Terauchi et al., 2015). С повышением уровня сложности структурной организации

усложняется и система внутриталлового транспорта. Ситовидные элементы характерны для крупных, сложно устроенных бурых водорослей, в талломах которых происходит дифференцировка тканей. Располагаясь в медулярном слое, длинные продольные серии ситовидных клеток в центре поддерживают вертикальный транспорт веществ и, кроме того, выполняют механическую функцию, а разветвленные и соединяющиеся друг с другом нити из трубчатых гиф пронизывают таллом в различных направлениях, связывая центральную часть с периферией (Parker, Huber, 1965; Schmitz, Sravastava, 1975, 1976). Плазмодесмы же связывают наружные ассимилирующие ткани с медуллой, обеспечивая ток ассимилятов из меристодермы и коры в трубчатые гифы и ситовидные клетки для дальнейшего транспорта по таллому (Raven, 2003; Schmitz, 2012).

Концентрация плазмодесм в поровые поля может быть обусловлена необходимостью в увеличении интенсивности межклеточного транспорта и, возможно, в более направленном токе. Вполне вероятно, что в нитчатых талломах с транспортом вполне справлялись и разрозненные плазмодесмы. Но с увеличением размеров организма и усложнением его структуры требовалось обеспечение все более интенсивного транспорта внутри таллома, частота плазмодесм в клеточных стенках постепенно возрастала, и в конечном итоге они сконцентрировались в поровые поля, что позволило бурым водорослям эволюционировать по пути дальнейшего усложнения.

У высших растений изменение диаметра плазмодесм, вызываемое отложением каллозы в клеточных стенках, несет в себе несколько очень важных функций. Подобное ограничение транспорта является защитным механизмом растений в ответ на проникновение в организм патогенов. Отложение каллозы прекращает транспорт, изолируя инфицированные клетки от соседних (Brunkard, Zambryski, 2017). Таким образом иницируется системная приобретенная устойчивость (SAR — systemic acquired resistance) — иммунный ответ, стимулирующий неинфицированные ткани к самозащите. Молекулы-инициаторы SAR успевают покинуть очаг заражения через плазмодесмы до того, как отложение каллозы прекратит межклеточный транспорт, и попадают во флоэму для дальнейшего распространения.

Ограничение транспорта через плазмодесмы имеет решающее значение для морфогенеза, поскольку этим путем регулярно перемещаются гормоны и транскрипционные факторы, и для того, чтобы клетки могли начать дифференцировку, должен прекратиться транспорт гормонов роста (Brunkard et al., 2015). Транспорт часто резко ограничен вокруг областей, в которых происходит морфогенез, включая эмбриогенез, развитие

соцветий и формирование боковых корней. Клеточная изоляция позволяет фитогормону ауксину накапливаться до высокой концентрации и вызывать органогенез.

Что касается плазмодесм бурых водорослей, то на данный момент остается невыясненным, способны ли они изменять свой диаметр для регуляции проводимости. Ранее считалось, что вокруг плазмодесм Phaeophyceae откладывается каллоза аналогично тому, как это происходит у высших растений (Bourne, Cole, 1968; Biel, Medyanikov, 1981; Kamnev, 1989). Наблюдаемые на микрофотографиях электроннопрозрачные области между плазмодесмами и просветами пор в клеточных стенках считали каллозными отложениями. Однако на сегодняшний день эти предположения так и не подтвердились. Известно, что бурые водоросли способны транспортировать более крупные молекулы, чем высшие растения: для растений в целом предел составляет 1–3 кДа (хотя в некоторых случаях растения способны переносить и гораздо более крупные молекулы, поскольку у них имеются механизмы, позволяющие увеличить размеры просветов плазмодесм), в то время как для бурых водорослей такой предел точно не установлен, и колеблется между 20 и 40 кДа (Nagasato et al., 2017).

Разрозненные плазмодесмы и поровые поля имеют разную пропускную способность. На десятидневных проростках *Fucus distichus*, у которых область пластинки уже содержит поровые поля, а в области ризоида имеются лишь отдельные плазмодесмы, показано, что флуоресцентная метка весом 10 кДа беспрепятственно переносится по ризоидальным клеткам, но не попадает в пластинку (Nagasato et al., 2015). Следовательно, разрозненные плазмодесмы способны транспортировать более крупные молекулы, чем поровые поля.

Определенно, у бурых водорослей должны быть некие механизмы регуляции транспорта, детерминирующие протекание морфогенеза и обеспечивающие работу иммунитета, возможно, осуществляемые посредством плазмодесм, аналогично растениям. Но эти механизмы пока не установлены.

Еще одна функция плазмодесм бурых водорослей — участие в формировании клеточной стенки. В процессе цитокинеза на наружной поверхности преплазмодесм, пронизывающих цитокинетическую диафрагму, накапливается электронно-плотный материал (Terauchi et al., 2012). Постепенно этот материал сливается у соседних преплазмодесм и вытягивается вдоль диафрагмы, в центральной ее части, формируя срединный слой, более толстый в областях, богатых преплазмодесмами, и тонкий на тех участках диафрагмы, где преплазмодесмы отсутствуют. Предполагается, что электронно-плотный материал — это альгинат, один из компонентов клеточной оболочки

бурых водорослей, присутствие которого фиксируют в мембранных мешках во время цитокинеза. Формирование клеточной стенки происходит быстрее в богатых преплазмодесмами областях цитокинетической диафрагмы.

Многояклеточность возникла независимо в нескольких филогенетических линиях, которые развили высокое морфологическое, физиологическое и экологическое разнообразие. Основные многояклеточные линии сегодня включают животных, растения, некоторые водоросли и грибы (Charrier et al., 2012). Многояклеточность требует двух важнейших особенностей: межклеточной адгезии и межклеточной сигнализации (Brunkard et al., 2015). Растительные клетки генерируют прочные клеточные стенки, которые обеспечивают структурную поддержку и защиту, но препятствуют движению или физической связи между клетками. Межклеточная сигнализация и транспорт у растений осуществляется плазмодесмами. Независимое возникновение и совершенствование этих структур в различных линиях бурых и зеленых водорослей тесно связано с усложнением организации талломов, что свидетельствует о влиянии плазмодесм на эволюцию этих групп. Таким образом, плазмодесмы играют решающую роль в возникновении многояклеточности у бурых водорослей и эволюционном усложнении их морфологической структуры (Brunkard et al., 2015; Brunkard, Zambryski, 2017).

Хотя плазмодесмы бурых водорослей отличаются от таковых у наземных растений не только по своему строению, но и, очевидно, по принципам работы (понимание которых по сей день является актуальной проблемой), они выполняют в организме аналогичные функции: осуществляют транспорт ассимилятов, поддерживают цитоплазматическую непрерывность, участвуют в гормональной регуляции и процессе морфогенеза, играют роль в реализации защитных реакций, принимают участие в генерации клеточной стенки. Возникновение плазмодесм обеспечило формирование Phaeophyceae как группы исключительно многояклеточных организмов, а также последующее развитие и усложнение этого многообразнейшего класса. Дальнейшие исследования в данной области смогут выявить механизмы, обеспечивающие морфогенез бурых водорослей, и, вероятно, прольют свет на понимание процесса эволюции данной группы организмов и возникновение в ней многояклеточности разной степени сложности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

История исследований межклеточных связей у бурых водорослей охватывает практически полтора века, пройдя долгий путь от применения светооптических методов до работ в области изучения ультраструктуры и физиологических процессов. Одна-

ко множество моментов все еще остаются неясными. Отсутствуют как всеобъемлющее понимание ультраструктурных особенностей плазмодесм у Phaeophyceae в целом, так и доказательства того, что они универсальны для всех типов клеток и видов водорослей этой группы. Пробелы в знаниях обусловлены недостаточной широтой спектра изученных видов. Отсутствуют данные о транспорте через такие межклеточные контакты молекул и механизмах их транспортировки. Исследование пропускной способности плазмодесм бурых водорослей находится в зачаточном состоянии: на данный момент остается невыясненной связь между проводимостью, размером молекул и направлением движения через плазмодесмы, нет четкого ответа на вопрос о наличии и возможных свойствах структур, регулирующих транспорт.

Роль плазмодесм бурых водорослей может оказаться гораздо шире, чем представляется на сегодняшний день. Межклеточные связи участвуют в контроле над процессами роста и ветвления — процессами, суммарно обуславливающими морфогенез. Изучение межклеточных связей у как можно более широкого спектра представителей бурых водорослей позволит выявить основные закономерности их морфогенеза, понять, как реализуется комплексная стратегия развития данной группы, и воссоздать процесс филогенеза Phaeophyceae, опираясь на эволюцию их морфологической организации.

В настоящее время очевидно назрела необходимость понимания роли преобразований межклеточных связей в филогенезе Phaeophyceae. Перспективными направлениями дальнейших исследований являются выявление особенностей локализации плазмодесм у бурых водорослей с различным строением талломов, обнаружение возможных структурных и пространственных вариаций межклеточных связей в пределах организма и их развитие в онтогенезе, поиск взаимосвязи между организацией плазмодесм и стратегиями роста.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания БИН РАН № 121021600184-6 “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира”.

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю Михайловой Татьяне Александровне за всестороннюю помощь и поддержку в написании данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Biel, Medyanikov] Биль К.Я., Медяников В.М. 1981. Ультраструктура таллома и передвижение продук-

- тов фотосинтеза в морской бурой водоросли *Sargassum*. — Бот. журн. 66 (5): 725–731.
- Bisalputra T. 1966. Electron microscopic study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. — Can. J. Bot. 44 (1): 89–93.
- Bourne V.L., Cole K. 1968. Some observations on the fine structure of the marine brown alga *Phaeostrophion ivvegulave*. — Can. J. Bot. 46: 1369–1375.
- Bringloe T., Starko S., Wade R., Vieira C., Kawai H., De Clerck O., Cock M., Coelho S., Destombe C., Valero M., Neiva J., Pearson G., Faugeron S., Serrão E., Verbruggen H. 2020. Phylogeny and Evolution of the Brown Algae. — Crit. Rev. Plant Sci. 39 (4): 281–321.
- Brunkard J.O., Runkel A.M., Zambryski P.C. 2015. The cytosol must flow: intercellular transport through plasmodesmata. — Curr. Opin. Cell Biol. 35: 13–20.
- Brunkard J.O., Zambryski P.C. 2017. Plasmodesmata enable multicellularity: new insights into their evolution, biogenesis, and functions in development and immunity. — Curr. Opin. Plant Biol. 35: 76–83.
- Cavalier-Smith T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? — BioSystems. 14: 461–481.
- Cavalier-Smith T. 1986. The kingdom Chromista: origin and systematics. — In: Progress in Phycological Research. 4. Bristol. P. 309–347.
- Cavalier-Smith T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. — Microbiology Reviews. 57: 953–994.
- Chapman R.L., Good B.H. 1978. Ultrastructure of plasmodesmata and cross walls in *Cephaleuros*, *Phycopeltis* and *Trentepohlia* (Chroolepidaceae; Chlorophyta). — British Phycological Journal. 13: 241–246.
- Charrier B., Le Bail A., de Reviers B. 2012. Plant Proteus: brown algal morphological plasticity and underlying developmental mechanisms. — Trends Plant Sci. 17 (8): 468–477.
- Cole K. 1969. The cytology of *Eudesme virescens* (Carm.) J. Ag. II. Ultrastructure of cortical cells. — Phycologia. 8 (2): 101–108.
- Cole K. 1970. Ultrastructural characteristics in some species in the order Scytosiphonales. — Phycologia. 9 (3/4): 275–283.
- Cook M.E., Graham L.E. 1999. Evolution of plasmodesmata. — In: Plasmodesmata. Berlin. P. 101–117.
- Davies J.M., Ferrier N.C., Johnston C.S. 1973. The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapteron of *Laminaria*. — Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 53: 237–246.
- Dawes C.J., Scott F.M., Bowler E. 1960. Light and electron microscope study of cell walls of brown and red algae. — Science. 132 (3440): 1663–1664.
- De Reviers B., Rousseau F., Draisma S.G.A. 2007. Classification of the Phaeophyceae from past to present and current challenges. — In: Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics. Boca Raton. P. 267–284.
- [Evkaikina et al.] Евкайкина А.И., Романова М.А., Войцеховская О.В. 2014. Плазмодесмы и межклеточный транспорт регуляторных макромолекул — эволюционный аспект. — В сб.: Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН): Труды Междунар. науч. конф. СПб. С. 92–100.
- Fraser T.W., Gunning B.E.S. 1969. The ultrastructure of plasmodesmata in the filamentous green alga, *Bulbochaete hilsensis* (Nordst.) Tiffany. — Planta. 88: 244–254.
- Galatis B., Katsaros C., Mitrakos K. 1977. Fine structure of vegetative cells of *Sphacelaria tribuloides* Menegh. (Phaeophyceae, Sphacelariales) with special reference to some unusual proliferations of the plasmalemma. — Phycologia. 16 (2): 139–151.
- [Kamnev] Камнев А.Н. 1989. Структура и функции бурых водорослей. М. 200 с.
- Katsaros C., Motomura T., Nagasato C., Galatis B. 2009. Diaphragm development in cytokinetic vegetative cells of brown algae. — Botanica Marina. 52 (2): 150–161.
- Kawai H., Hanyuda T., Draisma S.G.A., Muller D.G. 2007. Molecular phylogeny of *Discosporangium mesarthrocarpum* (Phaeophyceae) with a reinstatement of the order Discosporangiales. — J. Phycol. 43 (1): 186–194.
- [Kusidi] Кусиди А.Э. 2007. Биология развития некоторых видов рода *Laminaria* в прикамчатских водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 26 с.
- [Kusidi, Klochko] Кусиди А.Э., Ключкова Н.Г. 2009. Стратегия возрастного и сезонного развития *Saccharina dentigera* (Phaeophyta, Laminariales) у восточной Камчатки. — Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 14: 14–19.
- Liddle L.B., Neushul M. 1969. Reproduction in *Zonaria farlowii*. II. Cytology and ultrastructure. — J. Phycol. 5: 4–12.
- Marchant H.J. 1976. Plasmodesmata in algae and fungi. — In: Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata. Berlin. P. 59–80.
- [Masyuk] Масюк Н.П. 1993. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. Киев. 256 с.
- McCully M.E. 1965. A note on the structure of the cell walls of the brown alga *Fucus*. — Can. J. Bot. 43: 1001–1004.
- McCully M.E. 1968. Histological studies on the genus *Fucus* III. Fine structure and possible functions of the epidermal cells of the vegetative thallus. — J. Cell Sci. 3: 1–16.
- Nagasato C., Inoue A., Mizuno M., Kanazawa K., Ojima T., Okuda K., Motomura T. 2010. Membrane fusion process and assembly of cell wall during cytokinesis in the brown alga, *Silvetia babingtonii* (Fuciales, Phaeophyceae). — Planta. 232 (2): 287–298.
- Nagasato C., Kajimura N., Terauchi M., Mineyuki Y., Motomura T. 2014. Electron tomographic analysis of cytokinesis in the brown alga *Silvetia babingtonii* (Fuciales, Phaeophyceae). — Protoplasma. 251 (6): 1347–1357.
- Nagasato C., Tanaka A., Ito T., Katsaros C., Motomura T. 2017. Intercellular translocation of molecules via plasmodesmata in the multiserial filamentous brown alga, *Halopteris congesta* (Sphacelariales, Phaeophyceae). — J. Phycol. 53 (2): 333–341.
- Nagasato C., Terauchi M., Tanaka A., Motomura T. 2015. Development and function of plasmodesmata in zy-

- gotes of *Fucus distichus*. — *Botanica Marina*. 58 (3): 229–238.
- Nagasato C., Yonamine R., Motomura T. 2022. Ultrastructural observation of cytokinesis and plasmodesmata formation in brown algae. — In: *Plant cell division: methods and protocols*. Hertfordshire. P. 253–265.
- Parker B.C., Huber J. 1965. Translocation in *Macrocystis*. II. Fine structure of the sieve tubes. — *J. Phycol.* 1 (4): 172–179.
- [Perestenko] Перестенко Л.П. 1972. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем. — *Бот. журн.* 57 (7): 750–764.
- [Petrov] Петров Ю.Е. 1977. Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta). — В кн.: *Жизнь растений*. Т. 3. М. С. 143–192.
- Raimundo S., Pattathil S., Eberhard S., Hahn M., Popper Z. 2017. β -1,3-Glucans are components of brown seaweed (Phaeophyceae) cell walls. — *Protoplasma*. 254 (2): 997–1016.
- Ramus J. 1969. Pit connection formation in the red alga *Pseudogloiophloea*. — *J. Phycol.* 5: 57–63.
- Raven J.A. 2003. Long-distance transport in non-vascular plants. — *Plant Cell Environ.* 26 (1): 73–85.
- Raven J.A. 2005. Evolution of plasmodesmata. — In: *Plasmodesmata*. Oxford. P. 33–52.
- [Ryzhik et al.] Рыжик И.В., Воскобойников Г.М., Тимофеева В.А. 2004. Размерно-весовые характеристики *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) из разных биотопов Баренцева моря. — *Бот. журн.* 89 (11): 1763–1763.
- [Saut, Uittik] Саут Р., Уиттик А. 1990. Основы альгологии. М. 597 с.
- Schmitz K. 2012. Algae. — In: *Sieve elements: comparative structure, induction and development*. Luxembourg. P. 1–18.
- Schmitz K., Kühn R. 1982. Fine structure, distribution and frequency of plasmodesmata and pits in the cortex of *Laminaria hyperborea* and *L. saccharina*. — *Planta*. 154 (5): 385–392.
- Schmitz K., Srivastava L.M. 1975. On the fine structure of sieve tubes and the physiology of assimilate transport in *Alaria marginata*. — *Can. J. Bot.* 53 (9): 861–876.
- Schmitz K., Srivastava L.M. 1976. The fine structure of sieve elements of *Nereocystis lütkeana*. — *Am. J. Bot.* 63 (5): 679–693.
- [Sedova] Седова Т.В. 1977. Основы цитологии водорослей. Л. 172 с.
- Silberfeld T., Leigh J., Verbruggen H., Cruaud C., de Reviers B., Rousseau F. 2010. A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (Heterokonta, Ochrophyta, Phaeophyceae): Investigating the evolutionary nature of the “brown algal crown radiation”. — *Mol. Phylogenet. Evol.* 56 (2): 659–674.
- Svendsen P., Kain J.M. 1971. The taxonomic status, distribution, and morphology of *Laminaria cucullata* Senu Jorde and Klavestad. — *Sarsia*. 46 (1): 1–22.
- Sykes M.G. 1908. Anatomy and histology of *Macrocystis pyrifera* and *Laminaria saccharina*. — *Ann. Bot.* 22 (86): 291–325.
- Terauchi M., Nagasato C., Kajimura N., Mineyuki Y., Okuda K., Katsaros C., Motomura T. 2012. Ultrastructural study of plasmodesmata in the brown alga *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae). — *Planta*. 236 (4): 1013–1026.
- Terauchi M., Nagasato C., Motomura T. 2015. Plasmodesmata of brown algae. — *J. Plant Res.* 128 (1): 7–15.
- [Zinova] Зинова А.Д. 1953. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. Л. 224 с.

PLASMODESMATA OF BROWN ALGAE (PHAEOPHYCEAE): STRUCTURE, LOCALIZATION AND FUNCTIONS

E. O. Kudryavtseva

V.L. Komarov Botanical Institute RAS
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia
e-mail: ekato393@mail.ru

The present review outlines the history of the study of plasmodesmata in brown algae, describes their ultrastructure, which differs from that of other groups of algae and land plants, presents variants of localization of plasmodesmata in different members of Phaeophyceae — from a scattered location to arrangement into pit fields; the functions performed by plasmodesmata in the thalli of brown algae are listed. Possible prospects for further study of these structures are specified.

Keywords: brown algae, plasmodesmata, intercellular communications, pit fields, ultrastructure

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute RAS “Flora and systematics of algae, lichens and bryophytes of Russia and phyto-

geographically important regions of the world” (no. 121021600184-6).

The author expresses deep gratitude to her scientific supervisor, T.A. Mikhailova, for her comprehensive assistance and support in writing this work.

REFERENCES

- Biel K.Ya., Medyanikov V.M. 1981. Ultrastructura talloma i pervedizhenie productov fotosinteza v morskoy buroy vodorosli *Sargassum*. — Bot. Zhurn. 66 (5): 725–731 (In Russ.).
- Bisalputra T. 1966. Electron microscopic study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. — Can. J. Bot. 44 (1): 89–93.
- Bourne V.L., Cole K. 1968. Some observations on the fine structure of the marine brown alga *Phaeostrophion invulgave*. — Can. J. Bot. 46: 1369–1375.
- Bringloe T., Starko S., Wade R., Vieira C., Kawai H., De Clerck O., Cock M., Coelho S., Destombe C., Valero M., Neiva J., Pearson G., Faugeron S., Serrão E., Verbruggen H. 2020. Phylogeny and Evolution of the Brown Algae. — Crit. Rev. Plant Sci. 39 (4): 281–321.
- Brunkard J.O., Runkel A.M., Zambryski P.C. 2015. The cytosol must flow: intercellular transport through plasmodesmata. — Curr. Opin. Cell Biol. 35: 13–20.
- Brunkard J.O., Zambryski P.C. 2017. Plasmodesmata enable multicellularity: new insights into their evolution, biogenesis, and functions in development and immunity. — Curr. Opin. Plant Biol. 35: 76–83.
- Cavalier-Smith T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? — BioSystems. 14: 461–481.
- Cavalier-Smith T. 1986. The kingdom Chromista: origin and systematics. — In: Progress in Phycological Research. 4. Bristol. P. 309–347.
- Cavalier-Smith T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. — Microbiology Reviews. 57: 953–994.
- Chapman R.L., Good B.H. 1978. Ultrastructure of plasmodesmata and cross walls in *Cephaleuros*, *Phycopeltis* and *Trentepohlia* (Chroolepidaceae; Chlorophyta). — British Phycological Journal. 13: 241–246.
- Charrier B., Le Bail A., de Reviers B. 2012. Plant Proteus: brown algal morphological plasticity and underlying developmental mechanisms. — Trends Plant Sci. 17 (8): 468–477.
- Cole K. 1969. The cytology of *Eudesme virescens* (Carm.) J. Ag. II. Ultrastructure of cortical cells. — Phycologia. 8 (2): 101–108.
- Cole K. 1970. Ultrastructural characteristics in some species in the order Scytosiphonales. — Phycologia. 9 (3/4): 275–283.
- Cook M.E., Graham L.E. 1999. Evolution of plasmodesmata. — In: Plasmodesmata. Berlin. P. 101–117.
- Davies J.M., Ferrier N.C., Johnston C.S. 1973. The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapteron of *Laminaria*. — Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 53: 237–246.
- Dawes C.J., Scott F.M., Bowler E. 1960. Light and electron microscope study of cell walls of brown and red algae. — Science. 132 (3440): 1663–1664.
- De Reviers B., Rousseau F., Draisma S.G.A. 2007. Classification of the Phaeophyceae from past to present and current challenges. — In: Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics. Boca Raton. P. 267–284.
- Evkaikina A.I., Romanova M.A., Voitsekhovskaja O.V. 2014. Plasmodesmata and cell-to-cell transport of macromolecular regulators: evolutionary aspect. — In: Botany: history, theory, practice (to the 300-year anniversary of Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. St. Petersburg. P. 92–100 (In Russ.).
- Fraser T.W., Gunning B.E.S. 1969. The ultrastructure of plasmodesmata in the filamentous green alga, *Bulbochaete hiloensis* (Nordst.) Tiffany. — Planta. 88: 244–254.
- Galatis B., Katsaros C., Mitrakos K. 1977. Fine structure of vegetative cells of *Sphacelaria tribuloides* Menegh. (Phaeophyceae, Sphacelariales) with special reference to some unusual proliferations of the plasmalemma. — Phycologia. 16 (2): 139–151.
- Kamnev A.N. 1989. Struktura i funktsii burykh vodorosley [Structure and function of brown algae]. Moscow. 200 p. (In Russ.).
- Katsaros C., Motomura T., Nagasato C., Galatis B. 2009. Diaphragm development in cytokinetic vegetative cells of brown algae. — Botanica Marina. 52 (2): 150–161.
- Kawai H., Hanyuda T., Draisma S.G.A., Muller D.G. 2007. Molecular phylogeny of *Discosporangium mesarthrocarpum* (Phaeophyceae) with a reinstatement of the order Discosporangiales. — J. Phycol. 43 (1): 186–194.
- Kusidi A.E. 2007. Biologiya razvitiya nekotorykh vidov roda v prikamchatskikh vodakh [Development biology of some species of the genus *Laminaria* in Kamchatka waters]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Petropavlovsk-Kamchatskiy. 26 p. (In Russ.).
- Kusidi A.E., Klochkova N.G. 2009. Growth and seasonal development strategy of *Saccharina dentigera* (Phaeophyta, Laminariales) on east Kamchatka. — Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana. 14: 14–19 (In Russ.).
- Liddle L.B., Neushul M. 1969. Reproduction in *Zonaria farlowii*. II. Cytology and ultrastructure. — J. Phycol. 5: 4–12.
- Marchant H.J. 1976. Plasmodesmata in algae and fungi. — In: Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata. Berlin. P. 59–80.
- Masyuk N.P. 1993. Evolyutsionnye aspekty morfologii eukarioticheskikh vodorosley. Kiev. 256 p. (In Russ.).
- McCully M.E. 1965. A note on the structure of the cell walls of the brown alga *Fucus*. — Can. J. Bot. 43: 1001–1004.
- McCully M.E. 1968. Histological studies on the genus *Fucus* III. Fine structure and possible functions of the epidermal cells of the vegetative thallus. — J. Cell Sci. 3: 1–16.
- Nagasato C., Inoue A., Mizuno M., Kanazawa K., Ojima T., Okuda K., Motomura T. 2010. Membrane fusion process and assembly of cell wall during cytokinesis in the brown alga, *Silvetia babingtonii* (Fucales, Phaeophyceae). — Planta. 232 (2): 287–298.
- Nagasato C., Kajimura N., Terauchi M., Mineyuki Y., Motomura T. 2014. Electron tomographic analysis of cytokinesis in the brown alga *Silvetia babingtonii* (Fucales, Phaeophyceae). — Protoplasma. 251 (6): 1347–1357.
- Nagasato C., Tanaka A., Ito T., Katsaros C., Motomura T. 2017. Intercellular translocation of molecules via plasmodesmata in the multiserial filamentous brown alga,

- Halopteris congesta* (Sphacelariales, Phaeophyceae). — J. Phycol. 53 (2): 333–341.
- Nagasato C., Terauchi M., Tanaka A., Motomura T. 2015. Development and function of plasmodesmata in zygotes of *Fucus distichus*. — Botanica Marina. 58 (3): 229–238.
- Nagasato C., Yonamine R., Motomura T. 2022. Ultrastructural observation of cytokinesis and plasmodesmata formation in brown algae. — In: Plant cell division: methods and protocols. Hertfordshire. P. 253–265.
- Parker B.C., Huber J. 1965. Translocation in *Macrocystis*. II. Fine structure of the sieve tubes. — J. Phycol. 1 (4): 172–179.
- Perestenko L.P. 1972. Individualnoe razvitiye burykh vodorosley I ontogeneticheskiy printsip postroeniya filogeneticheskikh sistem [Individual development of brown algae and the ontogenetic principle of constructing phylogenetic systems]. — Bot. Zhurn. 57 (7): 750–764 (In Russ.).
- Petrov Yu.E. 1977. Otdel Burye vodorosli (Phaeophyta) [Phylum of Brown Algae (Phaeophyta)]. — In: Zhizn' rasteniy. Vol. 3. Moscow. P. 143–192 (In Russ.).
- Raimundo S., Pattathil S., Eberhard S., Hahn M., Popper Z. 2017. β -1,3-Glucans are components of brown seaweed (Phaeophyceae) cell walls. — Protoplasma. 254 (2): 997–1016.
- Ramus J. 1969. Pit connection formation in the red alga *Pseudogloiophloea*. — J. Phycol. 5: 57–63.
- Raven J.A. 2003. Long-distance transport in non-vascular plants. — Plant Cell Environ. 26 (1): 73–85.
- Raven J.A. 2005. Evolution of plasmodesmata. — In: Plasmodesmata. Oxford. P. 33–52.
- Ryzhik I.V., Voskoboinikov G.M., Timofeeva V.A. 2004. Dimensional and weight characteristics of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) from different biotopes of the Barents Sea. — Bot. Zhurn. 89 (11): 1763–1763 (In Russ.).
- Saut R., Uittik A. 1990. Fundamentals of algology. Moscow. 597 p. (In Russ.).
- Schmitz K. 2012. Algae — In: Sieve elements: comparative structure, induction and development. Luxembourg. P. 1–18.
- Schmitz K., Kühn R. 1982. Fine structure, distribution and frequency of plasmodesmata and pits in the cortex of *Laminaria hyperborea* and *L. saccharina*. — Planta. 154 (5): 385–392.
- Schmitz K., Srivastava L.M. 1975. On the fine structure of sieve tubes and the physiology of assimilate transport in *Alaria marginata*. — Can. J. Bot. 53 (9): 861–876.
- Schmitz K., Srivastava L.M. 1976. The fine structure of sieve elements of *Nereocystis lütkeana*. — Am. J. Bot. 63 (5): 679–693.
- Sedova T.V. 1977. Osnovy tsytologii vodorosley [Basics of algal cytology]. Leningrad. 172 p. (In Russ.).
- Silberfeld T., Leigh J., Verbruggen H., Cruaud C., de Reviers B., Rousseau F. 2010. A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (Heterokonta, Ochrophyta, Phaeophyceae): Investigating the evolutionary nature of the “brown algal crown radiation”. — Mol. Phylogenet. Evol. 56 (2): 659–674.
- Svendsen P., Kain J.M. 1971. The taxonomic status, distribution, and morphology of *Laminaria cucullata* Sensus Jorde and Klavestad. — Sarsia. 46(1): 1–22.
- Sykes M.G. 1908. Anatomy and histology of *Macrocystis pyrifera* and *Laminaria saccharina*. — Ann. Bot. 22 (86): 291–325.
- Terauchi M., Nagasato C., Kajimura N., Mineyuki Y., Okuda K., Katsaros C., Motomura T. 2012. Ultrastructural study of plasmodesmata in the brown alga *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae). — Planta. 236 (4): 1013–1026.
- Terauchi M., Nagasato C., Motomura T. 2015. Plasmodesmata of brown algae. — J. Plant Res. 128 (1): 7–15.
- Zinova A.D. Opredelitel' burykh vodorosley severnykh morey SSSR [Keys to brown algae of the northern seas of the USSR]. Leningrad. 224 p. (In Russ.).