Плазмодесмы

Бранкард, Джейкоб О. и Тесса М. Берч-Смит // Journal of Experimental Botany 77 (3), 689-691 (2026). https://doi.org/10.1093/jxb/eraf518 Редакционная статья специального выпуска

Аннотация. Клетки растений соединены между собой плазмодесмами (ПД) {= **plasmodesmata (PD)**} — выстланными мембранами каналами в клеточных стенках, которые позволяют цитозольным молекулам перемещаться из одной клетки в другую. ПД необходимы для многоклеточной жизни растений: все наземные растения образуют ПД, практически каждая клетка (за особыми исключениями) связана со своими соседями через ПД, и ни один мутант, лишенный ПД, никогда не был выделен. Транспортируемые через ПД молекулы варьируются от небольших метаболитов и фитогормонов до биологических макромолекул, таких как малые РНК, белки и вирусы. Действительно, на недавней 11-й Международной конференции по плазмодесмам (PD2024), организованной Центром наук о растениях имени Дональда Данфорта, ведущие специалисты в этой области отметили, что с точки зрения биологов, изучающих ПД, вопрос заключается не в том, «какие молекулы перемещаются через ПД?», а в том, «каким молекулам препятствует перемещение через ПД?».

Keywords: Cell-cell communication, intercellular transport, plant cell biology, plant cell walls, plant physiology, plant stress responses, plant viruses, plasmodesmata, RNAi

Ключевые слова: Межклеточная коммуникация, межклеточный транспорт, биология растительных клеток, клеточные стенки растений, физиология растений, реакции растений на стресс, вирусы растений, плазмодесмы, РНК-интерференция

Конференция PD2024 собрала разнообразную группу биологов, которые либо специализируются на биологии плазмодесм, либо чьи исследования привели их к рассмотрению различных ролей транспорта через плазмодесмы в физиологии растений, их развитии и стрессовых реакциях. К числу основных открытых вопросов, возникших на PD2024, относятся следующие: (i) Каков молекулярный состав плазмодесм? (ii) Какие молекулы перемещаются через плазмодесмы, и какие механизмы избирательно ограничивают это перемещение? (iii) Каким образом транспорт через плазмодесмы способствует динамическим стрессовым реакциям?

В этом специальном выпуске журнала «*Journal of Experimental Botany*» мы собрали серию обзоров, в которых представлены современные представления об этих вопросах и освещены перспективные направления будущих исследований.

Тук-тук: кто там? Молекулярный состав плазмодесм

В отличие от субклеточных компартментов с четко определенными границами, таких как митохондрии или пластиды, плазмодермы структурно непрерывны со своим окружением. У наземных растений плазмодермы состоят из четырех основных структур: (i) внутренней мембраны («десмотубулы»), непрерывной с эндоплазматическим ретикулумом; (ii) внешней мембраны, непрерывной с плазматической мембраной; (iii) «цитозольной оболочки» между этими мембранами, непрерывной с цитоплазмой; и (iv) модифицированной клеточной стенки за пределами внешней мембраны. Молекулярный состав этих структур и их влияние на межклеточный транспорт были основной темой обсуждения на конференции PD2024.

В своем обзоре Дарвина Шрайер *и др.* (2026) закладывают основу, рассматривая механизмы биогенеза плазмодесм у растений C_4 с анатомией Кранца. У этих растений многочисленные специализированные плазмодесмы образуются постмитотически на границе между клетками обкладки сосудистых пучков и мезофиллом, чтобы облегчить быстрый обмен промежуточными продуктами фотосинтеза, концентрируя углерод для минимизации отходов, вызванных фотодыханием. Шрайер *и др.* расширяют рассмотрение плазмодесм с генетической точки зрения, рассматривая гены, участвующие в формировании и функционировании плазмодесм, как напрямую (например, гены, кодирующие белки, обогащенные в плазмодесмах), так и косвенно (например, гены, контролирующие физиологию хлоропластов, которые, в свою очередь, влияют на биогенез плазмодесм).

Клеточная стенка, окружающая ПД, часто обогащена каллозой (β-1,3-глюканами). Уровень каллозы в ПД динамичен благодаря локальному синтезу и деградации каллозы, которые, как считается, модулируют размер и форму ПД для регулирования межклеточного транспорта. Симонавичене *и др.* (2026) рассматривают наше понимание биологии каллозы в ПД, но они также обращают наше внимание на многие другие компоненты клеточной стенки, которые также влияют на биомеханику ПД и могут регулировать транспорт в ПД, включая пектины, гемицеллюлозы и целлюлозу.

Мембраны плазмодермальных дихроизмов (ПД) представляют собой высокоспециализированные структуры, обогащенные специфическими липидами и белками, как это рассматривается, в частности, в работах Лю *и др.* (2026), Алазема *и др.* (2026), Терли и Фолкнера (2026), Ли и Аунга (2026), а также Барра и Тилснера (2026). Как ни парадоксально, наиболее хорошо изученные белки ПД не кодируются геномами растений, как подчеркивают Алазем *и др.* (2026), а являются вирусными белками, регулирующими перемещение. За редкими, высокоспециализированными исключениями, все растительные вирусы кодируют белки, регулирующие перемещение, которые модулируют транспорт в ПД для облегчения распространения вирусных инфекций. Алазем *и др.* утверждают, что понимание того, как вирусные белки, регулирующие перемещение, обогащаются в ПД, перемещаются через ПД и модифицируют (или «захватывают») ПД, остается мощным подходом к выяснению механизмов регуляции формирования и функционирования ПД.

Ли и Аунг (2026) переключают внимание на эндогенные растительные белки, связанные с мембранами ПД. Предыдущие попытки были направлены на определение «протеома ПД» с помощью сложных методов клеточного фракционирования или аффинной очистки с использованием известных компонентов ПД в качестве приманки; Ли и Аунг рассматривают, как последние достижения в области мечения по близости, особенно мощный инструмент мечения по близости биотиновой лигазы TurboID, используются для расширения наших знаний о протеоме ПД.

После открытия белков, сильно обогащенных в плазмоденоидах (ПД), многие группы исследователей пытались определить сигналы локализации, которые избирательно направляют белки в ПД, аналогично хорошо определенным сигналам, которые направляют белки в пластиды, митохондрии, эндоплазматический ретикулум и так далее. Однако, вопреки ожиданиям, что мы сможем определить сигналы локализации в ПД, каждое семейство белков ПД, исследованное до сих пор, по-видимому, локализуется в ПД посредством различных механизмов. Опираясь на эти открытия, Барр и Тилснер (2026) убедительно доказывают, что биологам, изучающим ПД, следует отказаться от гипотезы о том, что протеом ПД формируется сигналом(ами) локализации в ПД; вместо этого они утверждают, что некоторые белки обогащаются в ПД посредством сигналов удержания. Например, белки, посттрансляционно модифицированные с помощью гликозилфосфатидилинозитольных (GPI)

якорей, часто накапливаются в плазмоденоидах, поскольку они преимущественно ассоциируются со сфинголипидами, которые также накапливаются в плазмоденоидах, возможно, из-за биомеханических ограничений, обусловленных формой и кривизной внешней мембраны плазмоденоидов. Эта переосмысление, отход от сигналов локализации в плазмоденоидах и переход к мотивам, способствующим удержанию в плазмоденоидах, будет важным фактором при анализе разнообразия белков, идентифицированных в протеомах плазмоденоидов.

Плотины и шлюзы в каналах: какие молекулы могут, а какие не могут перемещаться через ПД?

В принципе, любая цитозольная молекула потенциально может перемещаться через плазмоды, но многие молекулы этого не могут. Например, в большинстве клеточных стенок плазмоды настолько узкие, что могут вмещать белки размером до ~80 кДа (а часто и значительно меньше 80 кДа). В своем обзоре Васина *и др. (* 2026) расширяют наше понимание, выходя за рамки ограничений по размеру, предоставляя всесторонний обзор физики транспорта через плазмоды, подчеркивая разнообразие структур плазмод и ограничения, накладываемые на движение молекул через эти структуры. Другие характеристики молекул, такие как их заряд, могут быть столь же важны, как и их размер. Васина *и др.* также подчеркивают, что наше понимание транспорта через плазмоды в значительной степени зависит от различных несовершенных методов, которые могут вносить искажающие артефакты. Будущие исследования в области плазмодидов должны тщательно учитывать эти важные аспекты.

Пионерские исследования биологии плазмодесм (ПД) были сосредоточены на физиологической роли ПД в перемещении метаболитов, особенно в перемещении сахаров из фотосинтетических источников к активно растущим и/или нефотосинтетическим углеродным поглотителям. В 1990-х годах открытие того, что ПД могут транспортировать эндогенные белки, такие как фактор транскрипции Knotted1, определяющий структуру меристемы, привлекло внимание биологии ПД к биологии развития растений. Последующие исследования подчеркнули, что через ПД перемещаются различные сигналы, определяющие структуру, включая белки, малые РНК и важные фитогормоны. Линь и Уэда (2026) рассматривают наше понимание того, как транспорт через ПД влияет на локализованное перемещение, накопление и распространение ауксинов, уделяя особое внимание тому, как транспорт ауксинов через ПД влияет на структуру жилкования листьев.

Ранние исследования подавления генов в растениях показали, что сигналы РНК-интерференции могут распространяться от места своего возникновения на новые части растения. Войннет (2026) предлагает всесторонний исторический обзор ключевых открытий о межклеточном перемещении сигналов РНК-интерференции, подчеркивая различные открытые вопросы в этой области о том, как малые РНК перемещаются через плазмодесмы и почему некоторые малые РНК более подвижны, чем другие. Эльвира-Гонсалес *и др.* (2026) расширяют это обсуждение, сосредоточившись на генерации и перемещении сигналов РНК-интерференции во время вирусных инфекций.

Эджике *и др.* (2026) кратко отвлекают наше внимание от ПД, чтобы рассмотреть другую модель транспорта белков и РНК: ядерную мембрану. Различные белки и РНК перемещаются через ядерную мембрану посредством ядерных пор, при этом более мелкие молекулы могут свободно проходить через поры в любом направлении, а более крупные молекулы направляются через поры сложной системой шаперонов. Эджике *и др.* уделяют особое внимание роли фазового разделения и тому, как оно влияет на транспорт через ядерные поры. Хотя между

ядерными порами и ПД существуют ключевые различия — среди прочего, в то время как ядерная пора облегчает транспорт через мембрану, молекулы перемещаются через ПД, никогда не пересекая мембранный барьер, — Эджике *и др.* подчеркивают важный момент, что аналогичные механизмы, включающие фазовое разделение, могут способствовать регулируемому перемещению белков и РНК через ПД.

Распространять информацию, но изолировать инфицированных: болезнь Паркинсона во время инфекции.

Успешные патогены используют плазмоды в своих интересах: плазмоды являются каналами распространения вирусов [как подробно обсуждается в работе Alazem *et al.* (2026)], и различные микробные патогены используют плазмоды для усиления своей вирулентности и ослабления защиты растений. Когда растения распознают инфекцию, транспорт плазмод44 динамически переориентируется, чтобы предотвратить распространение патогена и послать сигналы, которые активируют защиту в неинфицированных клетках. Эти мобильные защитные сигналы включают сигналы РНК-интерференции, как обсуждается в обзорах Elvira-Gonzaelez *et al.* (2026) и Voinnet (2026), а также непосредственно исследовано в отчете Weiss *et al.* (2026), которые показывают, что инокуляция растений последовательно-специфической двухцепочечной РНК может эффективно защитить растения от инфекции вирусом бурой морщинистости плодов томата, новым и серьезным вирусным заболеванием, которое в основном поражает томатное сельское хозяйство. Liu *et al.* В работе (2026) рассматриваются роли PD в синтезе и перемещении липидных сигналов в защитных процессах, ключевых метаболитов, которые, помимо прочего, обеспечивают устойчивый ответ «системной приобретенной резистентности». Терли и Фолкнер (2026) рассматривают наше растущее понимание важной роли семейства белков с доменами, связанными с тяжелыми металлами (HMA), которые обогащены в PD. Белки с доменами HMA, по-видимому, играют регуляторную роль во время инфекции, а также являются мишенью для эффекторов патогенов, способствующих вирулентности. Несмотря на то, что несколько групп обнаружили, что белки с доменами HMA играют роль в PD, основные механизмы остаются невыясненными и будут предметом пристального внимания в ближайшие годы.

Выводы и перспективы

Спустя более века после открытия плазмодесм мы только начинаем понимать сложность молекулярного транспорта через плазмодесмы и регуляторные механизмы, которые управляют и сдерживают межклеточный транспорт. Современные, новаторские технические достижения в нескольких областях — особенно в генной инженерии, трансформации растений, мультиомике, молекулярной биологии, микроскопии и электронной томографии — позволят добиться значительных успехов в изучении биологии плазмодесм в ближайшие годы. Как убедительно доказывают Шрайер *и др.* (2026), биология плазмодесм настолько тесно переплетена с развитием и физиологией растений, что новые открытия о плазмодесмах могут иметь широкое влияние, определяя стратегии по созданию сельскохозяйственных культур, необходимых для устойчивого сельскохозяйственного будущего.

Финансирование

Исследования лаборатории Брункарда, связанные с плазмодесмами, финансируются грантом NIH R01-GM145814. Исследования лаборатории Берча-Смита, связанные с плазмодесмами, финансируются грантом NSF MCB2210127.

References

Alazem M, Nuzzi SN, Burch-Smith TM.2026. Regulation of cell-to-cell trafficking by viral movement proteins. Journal of Experimental Botany **77**, 714–731.
Barr ZK, Tilsner J.2026. Should I stay or should I go—does protein localization to plasmodesmata depend on targeting signals? Journal of Experimental Botany **77**, 692–696.
Ejike JO, Davis GV, Restrepo-Escobar A, Dalal A, Nakamura M, Frommer WB, Schladt TM.2026. The role of phase separation for RNA and protein transport through the nuclear pore complex. Journal of Experimental Botany **77**, 775–798.
Elvira-González L, Blevins T, Heinlein M.2026. Small RNA mobility and plant virus diseases. Journal of Experimental Botany **77**, 732–745.
Li Z, Aung K.2026. The study of plasmodesmal biology using proximity labeling technologies. Journal of Experimental Botany **77**, 827–837.
Linh NM, Ueda A.2026. Wandering the plasmodesmata field as a leaf vein pattern finder. Journal of Experimental Botany **77**, 838–852.
Liu H, Soltani Gishini MF, Kurokawa T, Singh RM, Kachroo A, Kachroo P.2026. Role of cuticle, sterols, sphingolipids, and glycerolipids in plant defense. Journal of Experimental Botany **77**, 763–774.
Schreier TB, Balahadia CP, Danila FR.2026. Cell-to-cell connectivity: a future target for crop improvement. Journal of Experimental Botany **77**, 697–713.
Simonaviciene B, Newcombe E, Gresty A, Benitez-Alfonso Y.2026. Plasmodesmata wall biomechanics: challenges and opportunities. Journal of Experimental Botany **77**, 853–864.
Turley EK, Faulkner C.2026. HIPPs of all trades: insights from pathogens on the function of HMA proteins at plasmodesmata. Journal of Experimental Botany **77**, 746–762.
Vasina VV, Peters WS, Knoblauch M.2026. Movement through plasmodesmata: an evaluation of the physical basis and available experimental methods. Journal of Experimental Botany **77**, 818–826.
Voinnet O.2026. Three decades of mobile RNA silencing within plants: what have we learnt? Journal of Experimental Botany **77**, 799–817.
Weiss D, Sede AR, Levanova AA, Leibman-Markus M, Gupta R, Mishra R, Hak H, Bar M, Poranen MM, Heinlein M, Spiegelman Z.2026. Control of tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) in tomato plants using *in vivo* synthesized dsRNA. Journal of Experimental Botany **77**, 865–879.

Ссылки

Алазем М., Нуцци С.Н., Берч-Смит Т.М. 2026. Регуляция межклеточного транспорта вирусными белками движения. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 714–731.
Барр З.К., Тилснер Дж. 2026. Остаться или уйти — зависит ли локализация белка в плазмодесмах от сигналов нацеливания? Журнал экспериментальной ботаники **77,** 692–696.
Эджике Дж. О., Дэвис Г. В., Рестрепо -Эскобар А., Далал А., Накамура М., Фроммер В. Б., Шладт Т. М. 2026. Роль фазового разделения в транспорте РНК и белков через ядерный поровый комплекс. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 775–798.
Эльвира-Гонсалес Л., Блевинс Т., Хайнлайн М. 2026. Подвижность малых РНК и вирусные заболевания растений. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 732–745.
Ли З., Аунг К. 2026. Изучение биологии плазмодесм с использованием технологий мечения по близости. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 827–837.
Линь Н.М., Уэда А. 2026. Блуждание по полю плазмодесм как средство поиска рисунка жилок листьев. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 838–852.
Лю Х., Солтани Гишини М.Ф., Курокава Т., Сингх Р.М., Качру А., Качру П. 2026. Роль кутикулы, стеролов, сфинголипидов и глицеролипидов в защите растений. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 763–774.
Шрайер ТБ, Балахадиа КП, Данила ФР. 2026. Межклеточная взаимосвязь: будущая цель улучшения сельскохозяйственных культур. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 697–713.
Симонавичене Б., Ньюкомб Э., Грести А., Бенитес-Альфонсо Й. 2026. Биомеханика стенок плазмодесм: проблемы и возможности. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 853–864.
Терли Э.К., Фолкнер К. 2026. HIPP-белки на все случаи жизни: понимание функции белков HMA в плазмодесмах на примере патогенов. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 746–762.
Васина В.В., Петерс В.С., Кноблаух М. 2026. Перемещение через плазмодесмы: оценка физической основы и доступных экспериментальных методов. Журнал экспериментальной ботаники **77,** 818–826.
Войннет О. 2026. Три десятилетия подавления экспрессии мобильной РНК в растениях: чему мы научились? Журнал экспериментальной ботаники **77,** 799–817.

Вайсс Д., Седе А.Р., Леванова А.А., Лейбман -Маркус М., Гупта Р., Мишра Р., Хак Х., Бар М., Поранен М.М., Хайнляйн М., Шпигельман З. 2026. Контроль вируса коричневой морщинистости плодов томата (ToBRFV) в растениях томата с использованием синтезированной *in vivo* двухцепочечной РНК. Журнал экспериментальной медицины. Ботаника **77,** 865–879.

© Автор(ы) 2026. Опубликовано издательством Oxford University Press от имени Общества экспериментальной биологии.

Это статья открытого доступа, распространяемая в соответствии с условиями лицензии Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/), которая разрешает некоммерческое воспроизведение и распространение работы в любом формате при условии, что оригинальная работа не изменяется и не трансформируется каким-либо образом, а также при условии надлежащего цитирования.