
СООБЩЕНИЯ

МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ СВЯЗИ У *CHAETOPTERIS PLUMOSA* (SPHACELARIALES, PHAEOPHYCEAE)

© 2024 г. Е. О. Кудрявцева^{1, *}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: ekato393@mail.ru

Поступила в редакцию 16.10.2023 г.
Получена после доработки 11.08.2024 г.
Принята к публикации 13.08.2024 г.

Изучены межклеточные связи у *Chaetopteris plumosa*: описано строение и варианты локализации плазмодесм в клетках, приводятся данные о расстояниях между плазмодесмами и плотности их расположения в клеточных стенках. Наряду с разрозненными плазмодесмами у *C. plumosa* выявлены участки клеточной стенки со множеством близко расположенных плазмодесм. Такая локализация межклеточных связей может представлять собой переходный вариант между разрозненными плазмодесмами и поровыми полями или иной вариант организации плазмодесм, ранее не описанный у бурых водорослей. Обсуждается расположение плазмодесм у сфацелариевых водорослей.

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

DOI: 10.31857/S0006813624080037, **EDN:** PBLVUF

Непременным условием существования сложных многоклеточных организмов является наличие межклеточных связей для обеспечения физиологических процессов и, в частности, регуляции роста и развития. Во всех ветвях многоклеточных эти связи реализованы по-разному. У животных межклеточное взаимодействие обеспечивают различного рода белково-липидные структуры, связывающие соседние клетки в местах сближения их плазматических мембран (Loewenstein, 1979; Snegirevskaya, Komissarchik, 1980). У красных водорослей связь между клетками осуществляется через крупные поры диаметром 0.5–2 мкм, в просвете которых формируются поровые пробки, ограничивающие транспорт веществ (Ramus, 1969). У наземных растений и части зеленых водорослей за межклеточную коммуникацию отвечают плазмодесмы – трубчатые цитоплазматические тяжи диаметром 20–50 нм (в некоторых случаях, в специализированных клетках и тканях диаметр плазмодесм может достигать 500 нм и более), соединяющие протопласты соседних клеток через поры в клеточных стенках (Robards, 1976; Ehlers, Kollmann, 2001; Raven, 2005; Evkaikina et al., 2014; Brunkard, Zambryski, 2017).

Межклеточные связи у бурых водорослей также представлены плазмодесмами (Kudryavtseva, 2023). Их диаметр составляет 10–20 нм, а в просвете отсутствуют десмотрубочки (Terauchi et al., 2012). По способу формирования плазмодесмы подразделяются на два типа: первичные и вторичные (Nagasato et al., 2015, 2017). Первичные образуются в процессе цитокинеза путем захвата мембранных структур формирующимся фрагментом, вторичные закладываются постцитокинетически (Katsaros et al., 2009; Terauchi et al., 2012; Nagasato et al., 2014, 2015).

Плазмодесмы бурых водорослей могут располагаться независимо друг от друга, разрозненно, будучи рассеяны на всем протяжении клеточной стенки, или же концентрироваться в поровые поля (Kudryavtseva, 2023). Поровые поля – это локальные участки клеточной стенки, пронизанные множеством плотно и равномерно сгруппированных плазмодесм (Terauchi et al., 2015). На поперечных срезах стенки в этой области обычно заметно тоньше, чем вне ее, а на продольных срезах поля четко выделяются в виде округлых или овальных перфорированных зон. Поровые поля встречаются у бурых водорослей с парен-

химатозными талломами, обычно они соединяют клетки из разных слоев (McCully, 1965, 1968; Bourne, Cole, 1968; Liddle, Neushul, 1969; Terauchi et al., 2015). Количество полей в клетках, их площадь, структурные особенности, а также число и плотность расположения локализованных в них плазмодесм варьируют у различных представителей Phaeophyceae от порядка к порядку (Terauchi et al., 2015).

В последние годы появляется все больше работ, посвященных межклеточным коммуникациям у Phaeophyceae — как их формированию и ультраструктуре, так и особенностям транспорта (Katsaros et al., 2009; Nagasato et al., 2010, 2014, 2015, 2017, 2022; Terauchi et al., 2012, 2015). Круг исследованных представителей постепенно расширяется, однако, в накопленных сведениях недостает системности. Не представляется возможным выявить закономерности развития межклеточных связей в эволюции бурых водорослей. Чем именно обусловлено возникновение поровых полей? Какие преимущества подобная локализация плазмодесм имеет по сравнению с их разрозненным расположением? Существуют ли иные варианты локализации? Плазмодесмы играют решающую роль в эволюционном морфологическом усложнении многоклеточных организмов (Brunkard, Zambryski, 2017). Совершенствование организации этих структур напрямую связано с развитием и усложнением таллов в целом. Знания о строении межклеточных связей бурых водорослей пока остаются фрагментарными, не позволяющими получить полной и ясной картины того, как они развивались в пределах этой группы.

Представители порядка Sphacelariales интересны в качестве объектов для исследования межклеточных связей, поскольку среди них много примитивно паренхиматозных водорослей, которые, несмотря на способность их клеток делиться в трех плоскостях, не образуют сложных органов и тканей (Masyuk, 1993). Описывая ультраструктуру клеток у представителей рода *Sphacelaria* Lyngb., исследователи не приводили сведений о наличии у этих водорослей поровых полей (Galatis et al., 1977; Katsaros et al., 2009; Terauchi et al., 2015).

Вид *Chaetopteris plumosa* (Lyngb.) Kütz. в различные периоды рассматривался в составе рода *Sphacelaria* и считался одним из наиболее сложно устроенных сфацелярий. Вид был впервые опи-

сан как *Sphacelaria plumosa* Lyngb. (Lyngbye, 1819), затем F.T. Kützting предложил выделить его в монотипический род *Chaetopteris* (Kützting, 1843). В дальнейшем в литературе оба названия вида использовались разными авторами параллельно, можно даже встретить упоминания *S. plumosa* и *C. plumosa* как отдельных видов (Lewis, Taylor, 1933). Однако в период 1945–1950 гг. ряд авторов призвали отказаться от использования названия *Chaetopteris* (по Irvine, 1956). С тех пор в большинстве источников вид упоминался как *S. plumosa* вплоть до 2010 г., когда по результатам молекулярно-генетического исследования была пересмотрена классификация всех сфацеляриевых водорослей, и род *Chaetopteris* был восстановлен (Draisma et al., 2010).

Chaetopteris plumosa распространен в арктических и субарктических широтах: встречается в морях Северного Ледовитого океана, а также в северных частях Атлантического и Тихого океанов (Guiry, Guiry, 2023). Слоевище *C. plumosa* представляет собой небольшой жесткий кустик до 7–8 см в высоту, к субстрату прикрепляется подошвой, ветви, напоминающие перья, лежат в одной плоскости (Perestenko, 2005). От основной оси беспорядочно отходят ветви неограниченного роста трех-четырех порядков, густо покрытые супротивно расположенными тонкими веточками ограниченного роста, за счет чего хетоптерис приобретает характерный “перистый” облик (Prud’homme van Reine, 1982). Вся поверхность *C. plumosa*, кроме веточек ограниченного роста и кончиков ветвей первых порядков, покрыта мощной корой, образованной ризоидальными нитями. Ризоидальные нити, отходя от ветвей по всему их периметру, стелются вниз по таллому, разрастаясь и ветвясь, и постепенно формируют кору, толщина которой может превышать толщину самой ветви (Prud’homme van Reine, 1982; Perestenko, 2005).

Цель данной работы состояла в исследовании ультраструктурных особенностей межклеточных связей у вида *Chaetopteris plumosa* — одного из наиболее сложно устроенных представителей сфацеляриевых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Талломы *Chaetopteris plumosa* для данного исследования собирали в августе 2021 г. в губе Ярнышная Баренцева моря, в бухте с каменисто-

скалистой литоралью, где в скальной ванне эта водоросль образует плотные дерновинки, состоящие из сравнительно небольших экземпляров. Отбирали кустики 2–5 см длиной (рис. 1а).

Для трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) кусочки талломов фиксировали в 2.5%-ном глутаральдегиде на 1М-ном фосфатном буфере в течение 3 ч, а затем проводили постфиксацию в 1%-ном тетраоксиде осмия на 1М-ном фосфатном буфере в течение 4 ч. После промывки в буфере зафиксированный материал подвергали дегидратации в ацетоне восходящих концентраций (30, 50, 70, 80, 90, 100%) и заливке в смесь эпоксидных смол эпон-аралдит фирмы “Electron Microscopy Sciences”. Полимеризацию блоков осуществляли в термостате при температуре 60°C в течение 48 ч.

Ультратонкие срезы для ТЭМ приготавливали на автоматических ультрамикротоме Reichert Ultracut E и Leica EM UC6 с использованием стеклянных ножей. Полученные срезы помещали на

медные сетки с формваровой подложкой, после чего контрастировали цитратом свинца. Срезы просматривали на трансмиссионном электронном микроскопе Libra 120 plus. На полученных микрофотографиях измеряли расстояния между просветами разрозненных плазмодесм ($n = 255$) и плазмодесм в поровых полях ($n = 2863$), а также подсчитывали количество плазмодесм на 1 мкм² порового поля для определения плотности их расположения ($n = 54$). Результаты измерений выражали в виде “среднее $\pm SD$ ”, где SD — это стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На поперечных срезах средней части таллома *Chaetopteris plumosa* четко различаются две области: сердцевина и кора (рис. 1б). В центральной части сердцевины расположены крупные четырехугольные клетки, до 20 мкм ширины, окруженные одним-двумя рядами периферических клеток меньших размеров — до 10 мкм ширины.

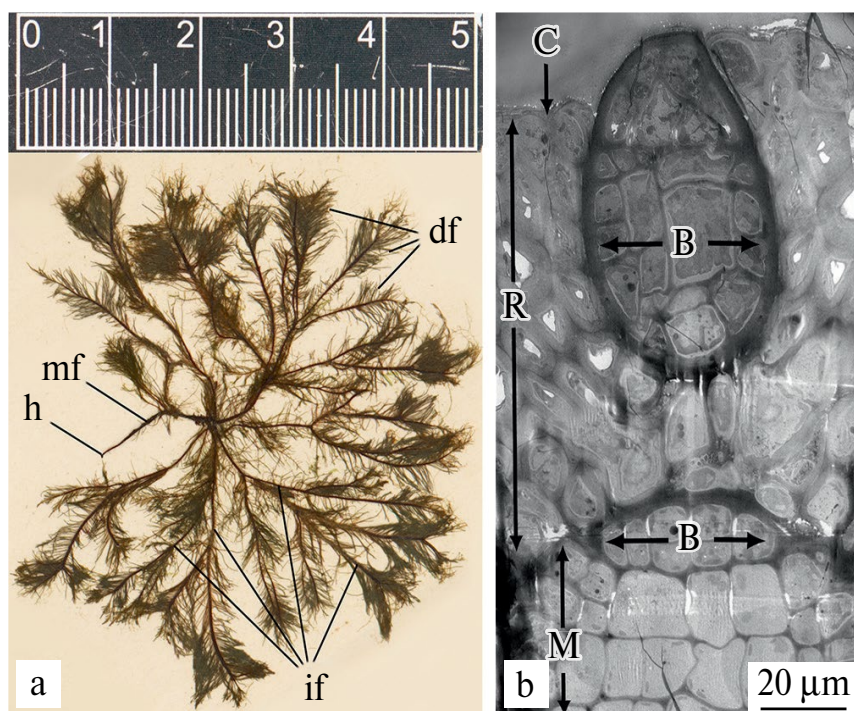


Рис. 1. Строение *Chaetopteris plumosa*: а. Общий вид таллома: mf — основная нить; if — ветви неограниченного роста; df — ветви ограниченного роста; h — подошва (базальный диск); б. Поперечный срез средней части таллома: М — сердцевина; R — ризоидальная кора; С — кутикула; В — ветви.

Fig. 1. Structure of *Chaetopteris plumosa*: а. General view of the thallus: mf — main filament; if — indeterminate filaments; df — determinate filaments; h — holdfast; б. Cross section of the middle part of the thallus: M — medulla; R — corticating rhizoids; C — cuticle; B — branches.

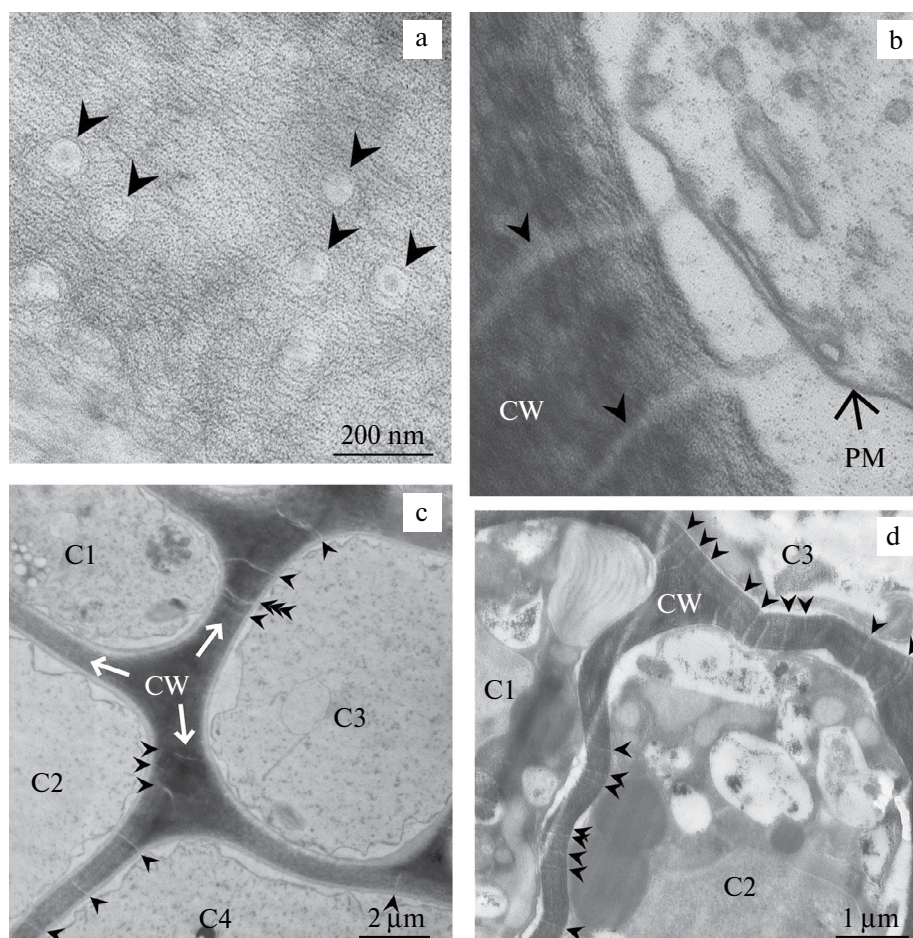


Рис. 2. Разрозненные плазмодесмы в клетках *Chaetopteris plumosa*: а. Поперечные срезы плазмодесм (обозначены стрелками); б. Продольные срезы плазмодесм (обозначены стрелками); в. Продольные срезы плазмодесм (обозначены стрелками) в клетках периферического слоя сердцевин; тройной стрелкой обозначена плазмодесма, которая выглядит разветвленной; д. Продольные срезы плазмодесм (обозначены стрелками) между центральными клетками сердцевин; CW – клеточная стенка; PM – плазматическая мембрана; C1, C2, C3, C4 – клетки на срезах.

Fig. 2. Independent plasmodesmata in *Chaetopteris plumosa* cells: a. Plasmodesmata (arrowheads) in cross section; b. Longitudinal sections of plasmodesmata (arrowheads); c. Longitudinal sections of plasmodesmata (arrowheads) in cells of peripheral layer, triple arrowhead indicates the plasmodesma which looks as if branched; d. Longitudinal sections of plasmodesmata (arrowheads) between central cells of medulla; CW – cell wall; PM – plasma membrane; C1, C2, C3, C4 – cells in sections.

От периферических клеток отходят ризоидальные нити, образующие толстую и плотную кору. У молодых ветвей ризоидальные нити еще не формируются, и, соответственно, кора отсутствует. Толщина коры составляет 88–104 мкм, что сопоставимо с диаметром сердцевин (81–92 мкм). Четкая граница между сердцевинной и корой заметна только в местах залегания ветвей. Ризоидальные нити обладают мощными клеточными стенками до 3–7 мкм в толщину. Межклеточное пространство в области коры заполнено бесструктурным электронноплотным материалом,

вероятно, полисахаридной природы. Снаружи кора покрыта кутикулой (см. рис. 1б).

Плазмодесмы присутствуют как в клетках сердцевин, так и в ризоидальных нитях. Они имеют типичное для бурых водорослей строение мембранных трубочек диаметром 10–20 нм (рис. 2а, б). В некоторых случаях они выглядят раздвоенными, хотя такое впечатление может создаваться ложно в результате наложения двух плазмодесм друг на друга на снимке (рис. 2с, 3а). В сердцевине в продольных клеточных стенках встречаются разрозненные плазмодесмы, расстояние меж-

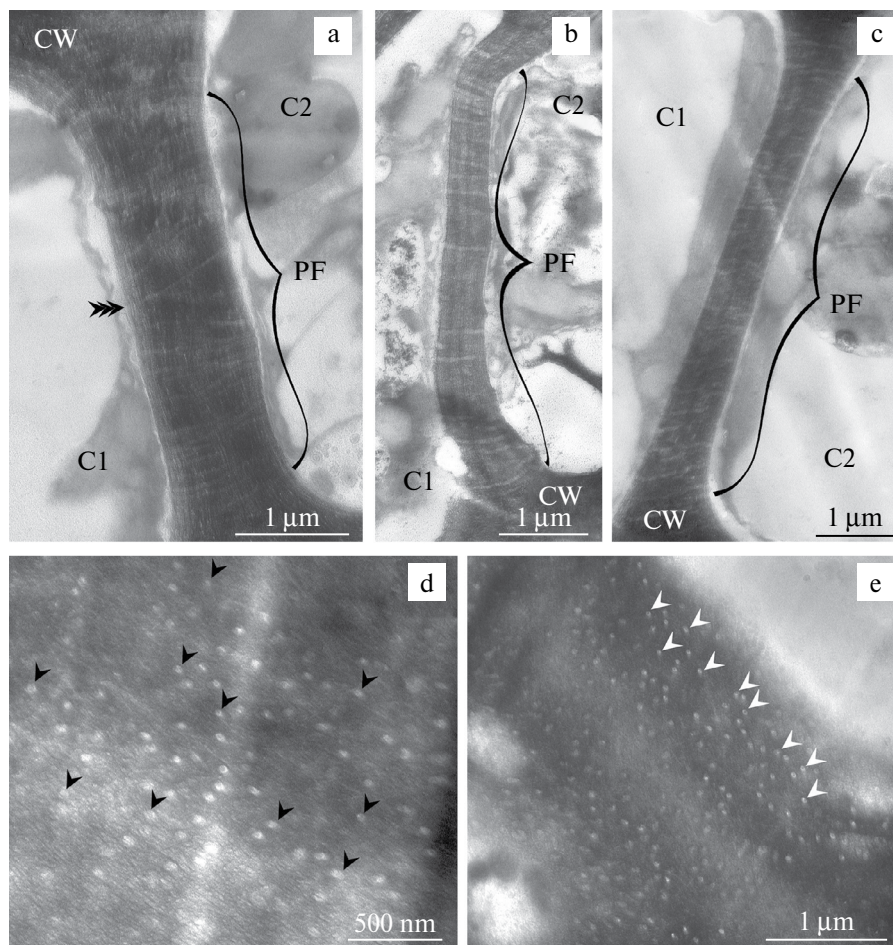


Рис. 3. Поровые поля в клеточных стенках *Chaetopteris plumosa*: а, b, с. Поровые поля в продольном разрезе; тройной стрелкой обозначена плазмодесма, которая выглядит разветвленной; d, e. Поровые поля в поперечном разрезе; стрелками обозначены плазмодесмы; CW — клеточная стенка; PF — поровое поле; C1, C2 — клетки на срезах.

Fig. 3. Pit fields in *Chaetopteris plumosa* cell walls: a, b, c. Pit fields in longitudinal section; the triple arrowhead indicates plasmodesma which looks as if branched; d, e. Pit fields in a cross section; arrowheads indicate plasmodesmata; CW — cell wall; PF — pit field; C1, C2 — cells in sections.

ду которыми на срезах колеблется от 38 до 1002 нм (рис. 2с, d). В среднем же расстояние между ними составило (268 ± 147) нм. Такие связи обнаруживаются между крупными центральными клетками сердцевины и при переходе от них к более мелким периферическим клеткам, а также между базальными клетками соседних ризоидальных нитей.

В продольных и поперечных клеточных стенках ризоидальных нитей плазмодесмы зачастую расположены гораздо более плотно (рис. 3). Стенки между двумя соседними клетками могут быть полностью перфорированы, равномерно и часто. Расстояние между плазмодесмами в таких стенках составляет от 32 до 227 нм, в среднем

(90 ± 29) нм, т. е. втрое меньше среднего расстояния между разрозненными плазмодесмами. На 1 мкм^2 насчитывается (39 ± 4) плазмодесмы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Число представителей сфацеляриевых водорослей, для которых описана ультраструктура межклеточных связей, весьма невелико. Это несколько видов рода *Sphacelaria*, два вида *Halopteris* Kutz. и *Phaeostrophion irregulare* Menegh. Существующие исследования в основном посвящены ультраструктуре клеток в целом, не фокусируясь специально на плазмодесмах; в них даны общие описания устройства межклеточных связей, но не

приводятся размерные характеристики, необходимые для адекватного сравнительного анализа.

Если рассматривать исследованных представителей рода *Sphacelaria*, как наиболее филогенетически близкого к роду *Chaetopteris*, то все они устроены сравнительно просто. Число клеток на продольных срезах сегментов невелико, веточки ограниченного роста не образуются, отсутствует ризоидальная кора. В описаниях отдельных видов авторы сходятся на том, что разрозненные плазмодесмы в изобилии отмечаются в поперечных клеточных стенках талломов, в то время как в продольных стенках либо крайне немногочисленны, либо вовсе отсутствуют (Galatis et al., 1977; Prud'homme van Reine, Star, 1981; Katsaros et al., 2009). У *C. plumosa* плазмодесмы в продольных клеточных стенках встречаются повсеместно, между центральными крупными клетками сердцевины они более редки (см. рис. 2с), но к периферии их количество возрастает (см. рис. 2д). Возможно, наличие большого числа плазмодесм в продольных стенках объясняется тем, что сердцевина *C. plumosa* многослойна, и вертикального транспорта недостаточно для поддержания необходимой интенсивности переноса веществ по таллomu. У сходного по структурной организации вида сфацеляриевых водорослей *Halopteris flicina* (Gratel.) Kutz. также отмечено наличие плазмодесм в продольных клеточных стенках, хотя и в меньшем количестве, чем в поперечных (Katsaros, Galatis, 1990).

Описывая характер межклеточных связей у сфацеляриевых, исследователи не приводят доводов в пользу наличия у них поровых полей. Только в случае с *P. irregulare* авторы осторожно сравнивают области клеточной стенки, в которых плотно сконцентрированы плазмодесмы, с поровыми полями у *Egregia* Aresch. и *Dictyota* Lamour. (Bourne, Cole, 1968). Однако, если обратить внимание на фотографии в некоторых публикациях, можно поставить под сомнение тот факт, что в клетках сфацелярий присутствуют лишь разрозненные плазмодесмы. Так, в работе греческих авторов, посвященной ультраструктуре вегетативных клеток *Sphacelaria tribuloides* Menegh., на снимке среза поперечной клеточной стенки запечатлены многочисленные относительно равномерно лежащие плазмодесмы, расстояния между которыми во многих случаях очевидно меньше 100 нм (Galatis et al., 1977, Fig. 17). Если про-

анализировать имеющееся фото, то можно вычислить, что среднее расстояние между плазмодесмами на данном участке стенки составляет (105 ± 30) нм, а их плотность на 1 мкм^2 равна 56. Эти числа близки к соответствующим значениям для *C. plumosa*, полученным в ходе настоящей работы, а также к показателям, характерным для поровых полей *Desmarestia ligulata* (Stackh.) Lamour. и *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link (Terauchi et al., 2015). В совместном греческо-японском исследовании развития цитокинетической диафрагмы у бурых водорослей на фотографиях, иллюстрирующих поздние стадии цитокинеза у *Sphacelaria rigidula* Kutz., в формирующейся клеточной стенке также можно различить достаточно плотно расположенные плазмодесмы (Katsaros et al., 2009, Fig. 33).

Картина, наблюдаемая нами в клетках сердцевины *C. plumosa*, где плазмодесмы располагались на расстоянии (268 ± 147) нм друг от друга, согласуется с литературными данными о разрозненных плазмодесмах: считается, что дистанция между ними составляет 250–265 нм (Terauchi et al., 2015). В то же время расстояние между плазмодесмами, входящими в состав порового поля, 60–120 нм, а плотность их расположения сильно варьирует у представителей разных порядков, в пределах от 50 до 330 плазмодесм на 1 мкм^2 (Terauchi et al., 2015). В эти рамки вполне вписывается локализация плазмодесм, наблюдаемая нами в ризоидальных нитях у *C. plumosa*, где расстояние между плазмодесмами составило (90 ± 29) нм, а их плотность — (39 ± 4) на 1 мкм^2 . Таким образом, межклеточные связи *C. plumosa* и упомянутого выше *S. tribuloides* по количественным характеристикам вполне соответствуют поровым полям.

Что касается структурных особенностей поровых полей, во многих порядках бурых водорослей они имеют четкие границы. В большинстве описанных случаев клеточная стенка в области порового поля гораздо тоньше, чем вокруг, в результате чего поля лежат в своеобразных углублениях. Именно поэтому дословным переводом понятия “поровое поле” с английского будет скорее “ямочное поле” (“pit field”) (Bisalputra, 1966). В то же время у *D. ligulata* и *S. lomentaria* толщина стенок одинакова как в области поровых полей, так и за их пределами (Terauchi et al., 2015). Неизменным остается то, что границы полей можно лег-

ко очертировать, поскольку эти округлые перфорированные участки ярко выделяются в клеточных стенках. Исключение составляет лишь сфацелириевая водоросль *P. irregulare*, для которой приводится описание поровых полей, не обладающих четкими очертаниями (Bourne, Cole, 1968). У *C. plumosa* плотно сгруппированные плазмодесмы пронизывают не отдельные ограниченные области, а всю стенку между двумя соседними клетками целиком (см. рис. 3а, b, c). Таким образом, если считать эти участки поровыми полями, то их границы будут совпадать с границами самих клеток.

Клеточные стенки *C. plumosa* с множеством близкорасположенных плазмодесм целесообразнее всего будет отнести к поровым полям, поскольку для данных структур характерны практически все признаки полей представителей других порядков: высокая плотность расположения плазмодесм и их относительно равномерное распределение. Эти области легко визуальны отличимы от стенок с разрозненными плазмодесмами, они присутствуют в ризоидальных нитях *C. plumosa*, а также в тех местах, где ризоидальные нити вырастают из периферических клеток сердцевин. У других видов бурых водорослей поровые поля обычно также соединяют периферические слои клеток со слоями, лежащими ближе к сердцевине, например, клетки коры с лежащими глубже паренхимными или медуллярными клетками (McCully, 1965, 1968; Bourne, Cole, 1968; Terauchi et al., 2015).

Такая локализация поровых полей у *C. plumosa* может быть обусловлена тем, что ризоидальные нити образуют кору, которая, являясь наружным клеточным слоем на большей части площади таллома, выполняет ассимиляционную функцию. К тому же ризоидальные нити активно растут и делятся при формировании коры. Вероятно, потребность в интенсивном транспорте ассимилятов из коры в сердцевину и молекул-регуляторов процессов развития по нитям могла стать причиной возрастания плотности плазмодесм в клеточных стенках ризоидальных нитей, что привело к возникновению здесь поровых полей.

Наличие у *C. plumosa*, представителя порядка Sphacelariales, поровых полей, которые по ряду своих признаков отличаются от данных структур в других порядках, вписывается в теорию независимого многократного возникновения по-

ровых полей в разных ветвях бурых водорослей. Тогда как строение самих плазмодесм консервативно у всех исследованных на сегодняшний день представителей класса, варианты их локализации значительно различаются от порядка к порядку, но при этом в основе лежит один и тот же принцип концентрации большого числа плазмодесм на ограниченном участке клеточной стенки. Поровые поля встречаются только у паренхиматозных Phaeophyceae, и, вероятно, их наличие связано со способностью клеток этих водорослей делиться в трех плоскостях с образованием объемных структур. Концентрация плазмодесм в поровые поля, независимо возникающая в разных порядках бурых водорослей, приводит к усовершенствованию системы внутриталлового транспорта.

Локализация межклеточных связей, характерная для *C. plumosa*, может представлять собой переходную ступень от разрозненных плазмодесм к классическим поровым полям. Можно предположить, что в эволюции бурых водорослей совершенствование системы транспорта происходило в несколько этапов. У наиболее просто устроенных форм для обеспечения переноса веществ по таллому было достаточно сравнительно редких разрозненных плазмодесм. Увеличение числа плазмодесм в клеточных стенках послужило стимулом для возрастания интенсивности транспорта, что позволило водорослям достигать более крупных размеров, и, следовательно, более эффективно осваивать новые биотопы.

Следующим шагом стала редукция части плазмодесм и постепенное формирование округлой перфорированной области — порового поля. Дологительно неизвестно, отличаются ли по своей структуре плазмодесмы в составе поровых полей от разрозненных плазмодесм — если отличия и имеются, то для их обнаружения недостаточно стандартных методов ТЭМ. Однако то, что поровые поля закладываются уже в цитокинезе, указывает на их целостность и устойчивость, а также на неперемное наличие некой связи между составляющими их плазмодесмами. К тому же поровые поля как транспортные структуры функционально отличаются от разрозненных плазмодесм, о чем свидетельствует их более высокая избирательность при переносе флуоресцентных меток (Nagasato et al., 2015). Наличие поровых полей способствует выделению транс-

портного русла, централизации проводящей системы. В дальнейшем эти структуры оформляются все более отчетливо, что мы можем наблюдать в порядках Dictyotales, Laminariales и Fucales, где поровые поля залегают в углублениях клеточной стенки (Terauchi et al., 2015).

Наконец, у наиболее высокоразвитых бурых водорослей развивается система дальнего транспорта вплоть до настоящих проводящих тканей, представленных в том числе удлинёнными ситовидными клетками, которые соединяются друг с другом поперечными стенками в пронизывающие весь таллом проводящие пути, напоминающие сосуды высших растений (Schmitz, 2012). Поперечные стенки в этих клетках, густо пронизанные порами, называются ситовидными пластинками, и многими исследователями считаются специализированными поровыми полями. Наличие проводящих тканей позволяет бурым водорослям достигать впечатляющего уровня сложности и внушительных размеров, обеспечивая тем самым господство данной группы в прибрежной морской растительности.

Таким образом, мы можем выявить закономерность в эволюции проводящей системы бурых водорослей. Возрастание числа плазмодесм в клеточных стенках, а затем редукция части плазмодесм в процессе формирования порового поля и дальнейшее усложнение транспортных структур согласуются с эволюционными принципами полимеризации и олигомеризации. В ходе полимеризации происходит увеличение количества клеточных или организменных структур, для олигомеризации же характерно, напротив, уменьшение числа структур и их интеграция в единое целое, сопровождающаяся приобретением новых функций (Matienko et al., 1988). Эти процессы плотно переплетены в эволюции, и нередко полимеризация является промежуточным этапом на пути к олигомеризации. Вполне вероятно, что картина, которую мы наблюдаем у *C. plumosa*, иллюстрирует этап перехода от разрозненных плазмодесм к поровым полям — полимеризацию плазмодесм.

В то же время, возможно, локализация плазмодесм, наблюдаемая у *C. plumosa*, является не промежуточным вариантом между разрозненными плазмодесмами и поровыми полями, а принципиально иным способом организации межклеточных связей, не менее эффективным и эво-

люционно выгодным для объекта с подобной морфологической структурой. Несмотря на то что наличие поровых полей широко распространено в разных ветвях бурых водорослей, все еще остаются порядки, ни один из представителей которых не был рассмотрен на предмет локализации плазмодесм в клеточных стенках. Расширение спектра исследованных видов может способствовать выявлению среди Phaeophyceae форм, межклеточные связи которых организованы так же, как у *C. plumosa*, или каким-либо иным, на данный момент неизвестным образом, отличным от поровых полей. Дальнейшие исследования в данной области позволят установить, что именно представляет собой выявленная нами организация плазмодесм у хетоптериса в филогенетическом аспекте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования установлено, что межклеточные связи сфацелариевой водоросли *Chaetopteris plumosa* могут быть представлены как разрозненными плазмодесмами, так и множеством близко расположенных плазмодесм. Сопоставление параметров густоперфорированных областей с известными вариантами локализации межклеточных связей у различных представителей бурых водорослей позволяет сделать вывод о том, что эти области являются поровыми полями, границы которых совпадают с границами клеток. Такая локализация межклеточных связей может представлять собой переходный вариант между разрозненными плазмодесмами и классическими поровыми полями или иной вариант организации плазмодесм, ранее не описанный у бурых водорослей. Иллюстративный материал ряда предшествующих публикаций по ультраструктуре представителей рода *Sphacelaria* соответствует данным настоящего исследования. Полученные результаты побуждают пересмотреть существующую точку зрения об отсутствии поровых полей у сфацелариевых.

Вопрос о характере взаимосвязи локализации плазмодесм с особенностями структурной организации Phaeophyceae пока не решен окончательно. Важная роль межклеточных связей в морфогенезе определяется тем, что их усовершенствование приводит к преобразованиям и усложнениям в морфологической структуре организмов. Дальнейшие исследования, охваты-

вающие широкий спектр представителей класса, от наиболее просто устроенных примитивно паренхиматозных до сложных, способных формировать ткани и даже отдельные органы, позволять выявить как частные, так и общие закономерности морфогенеза бурых водорослей.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

Работа выполнена с помощью материально-технических средств центра коллективного пользования научным оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

Автор искренне благодарит своего научного руководителя, Михайлову Татьяну Александровну, за оказанную неоценимую помощь в написании данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bisalputra T. 1966. Electron microscopic study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. — *Canadian Journal of Botany*. 44(1): 89–93.
- Bourne V.L., Cole K. 1968. Some observations on the fine structure of the marine brown alga *Phaeostrophion ivy-gulave*. — *Canadian Journal of Botany*. 46: 1369–1375.
- Brunkard J.O., Zambryski P.C. 2017. Plasmodesmata enable multicellularity: new insights into their evolution, biogenesis, and functions in development and immunity. — *Current Opinion in Plant Biology*. 35: 76–83.
- Draisma S.G.A., Prud'homme Van Reine W.F., Kawai H. 2010. A revised classification of the Sphacelariales (Phaeophyceae) inferred from a psb C and rbc L based phylogeny. — *European journal of phycology*. 45 (3): 308–326.
- Ehlers K., Kollmann R. 2001. Primary and secondary plasmodesmata: structure, origin, and functioning. — *Protoplasma*. 216: 1–30.
- [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.
- 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.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.Guiry, Guiry, 2023.org> (searched on 18 August 2023)
- Irvine D.E.G. 1956. Notes on British Species of the Genus *Sphacelaria* Lyngb. — *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*. 37 (1): 24–45.
- Katsaros C., Galatis B. 1990. Thallus development in *Halopteris filicina* (Phaeophyceae, Sphacelariales). — *British Phycological Journal*. 25 (1): 63–74.
- Katsaros C., Motomura T., Nagasato C., Galatis B. 2009. Diaphragm development in cytokinetic vegetative cells of brown algae. — *Botanica Marina*. 52(2): 150–161.
- [Kudryavtseva] Кудрявцева Е.О. 2023. Плазмодесмы бурых водорослей (Phaeophyceae): строение, локализация и функции. — *Бот. журн.* 108 (10): 865–878.
- Kützing F.T. 1843. *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange*: Textbd (Vol. 1). Leipzig. 664 p.
- Lewis F., Taylor W.R. 1933. Notes from the Woods Hole Laboratory — 1932. — *Rhodora*. 35(413): 147–154.
- Liddle L.B., Neushul M. 1969. Reproduction in *Zonaria farlowii*. II. Cytology and ultrastructure. — *Journal of Phycology*. 5: 4–12.
- Loewenstein W.R. 1979. Junctional intercellular communication and the control of growth. — *Biochim. Biophys. Acta*. 560: 1–65.
- Lyngbye H.C. 1819. *Tentamen hydrophytologiae danicae, continens omnia hydrophyta cryptogama Daniae, Hol-satiae, Faeroae, Islandiae, Groenlandiae hucusque cognita, systematice disposita, descripta et iconibus illustrata, adjectis simul speciebus norvegicis: opus praemio in universitate regia Havniensi ornamentum, sumtu regio editum*. T. 1. Gyldeudal. 388 p.
- [Masyuk] Масюк Н.П. 1993. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. Киев. 256 с.
- [Matienko] Матиенко Б.Т., Загорнян Е.М., Ротару Г.И., Осадчий В.М., Калалб Т.И., Колесникова Л.С., Максимова Е.Б., Артемова Л.И., Белоус Т.К., Михайлов В.И., Ткаченко А.В., Пулбере Е.М., Коломейченко В.Н., Николаева М.Г. 1988. Принципы структурных преобразований у растений. Кишинев. 240 с.
- McCully M.E. 1965. A note on the structure of the cell walls of the brown alga *Fucus*. — *Canadian Journal of Botany*. 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. — *Journal of Cell Science*. 3: 1–16.
- 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., 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 multiseriate filamentous brown alga, *Halopteris congesta* (Sphacelariales, Phaeophyceae). — *Journal of phycology*. 53(2): 333–341.
- 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., 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.
- [Perestenko] Перестенко Л.П. 2005. Род *Sphacelaria* Lyngbye (Sphacelariales, Phaeophyta) в дальневосточных морях России. — *Новости систематики низших растений*. 39: 61–65.
- Prud'homme van Reine W.F. 1982. A taxonomic revision of the European Sphacelariaceae (Sphacelariales, Phaeophyceae). Leiden. 293 p.
- Prud'homme van Reine W.F., Star W. 1981. Transmission electron microscopy of apical cells of *Sphacelaria* spp. (Sphacelariales, Phaeophyceae). — *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*. 27(2): 523–546.
- Ramus J. 1969. Pit connection formation in the red alga *Pseudogloioophloe*. — *J. Phycology*. 5: 57–63.
- Raven J.A. 2005. Evolution of plasmodesmata. — In: *Plasmodesmata*. Oxford. P. 33–52.
- Robards A.W. 1976. Plasmodesmata in higher plants. — In: *Plasmodesmata. Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata*. Canberra. P. 15–57.
- Schmitz K. 2012. Algae. — In: *Sieve elements: comparative structure, induction and development*. Berlin. P. 1–18.
- [Snegirevskaya, Komissarchik] Снегиревская Б.С., Комиссарчик Я.Ю. 1980. Ультраструктура специализированных межклеточных контактов. — *Цитология*. 22(9): 1011–1136.
- 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. — *Journal of plant research*. 128(1): 7–15.

INTERCELLULAR COMMUNICATIONS IN *CHAETOPTERIS PLUMOSA* (SPHACELARIALES, PHAEOPHYCEAE)

E. O. Kudryavtseva^{1,*}

¹V.L. Komarov Botanical Institute RAS
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

*e-mail: ekato393@mail.ru

This article provides information about the ultrastructure of intercellular communications in *Chaetopteris plumosa*. The structure and variants of plasmodesmata localization in its cells are described, data on the distances between plasmodesmata and the density of their location in cell walls are provided. In *C. plumosa*, both independent plasmodesmata and cell wall areas with multiple closely spaced plasmodesmata were found. Such localization of intercellular connections may represent a transitional variant between independent plasmodesmata and pit fields or another variant of plasmodesmata organization previously not described in brown algae. The arrangement of plasmodesmata in Sphacelariaceae is discussed.

The plasmodesmata in *C. plumosa* have a structure typical of brown algae. In the longitudinal walls of the medulla, there are independent plasmodesmata, the distance between which on sections is (268 ± 147) nm (mean $\pm$ SD, $n = 255$). In the longitudinal and transverse walls of corticating rhizoids, plasmodesmata are often located much more densely and evenly, the distance between them is (90 ± 29) nm ($n = 2863$), and there are 39 ± 4 ($n = 54$) plasmodesmata per $1 \mu\text{m}^2$. It is advisable to classify this variant of localization of plasmodesmata as pit fields or transitional variant between independent plasmodesmata and pit fields.

Keywords: brown algae, plasmodesmata, 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 phytogeographically important regions of the world” (No. 121021600184-6).

The work was carried out using the resources of the center for the collective use of scientific equipment “Cellular

and molecular technologies for the study of plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS.

The author sincerely thanks her supervisor, Tatyana Aleksandrovna Mikhailova, for an invaluable assistance she provided in writing this work.

REFERENCES

- Bisalputra T. 1966. Electron microscopic study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. — *Canadian Journal of Botany*. 44(1): 89–93.
- Bourne V.L., Cole K. 1968. Some observations on the fine structure of the marine brown alga *Phaeostrophion invulgare*. — *Canadian Journal of Botany*. 46: 1369–1375.
- Brunkard J.O., Runkel A.M., Zambryski P.C. 2015. The cytosol must flow: intercellular transport through plasmodesmata. — *Current Opinion in Cell Biology*. 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. — *Current Opinion in Plant Biology*. 35: 76–83.
- Draisma S.G.A., Prud'homme Van Reine W.F., Kawai H. 2010. A revised classification of the Sphacelariales (Phaeophyceae) inferred from a psb C and rbc L based phylogeny. — *European journal of phycology*. 45(3): 308–326.
- Ehlers K., Kollmann R. 2001. Primary and secondary plasmodesmata: structure, origin, and functioning. — *Protoplasma*. 216: 1–30.
- 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.).
- 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.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.Guiry, Guiry, 2023.org> (searched on 18 August 2023)
- Irvine D.E.G. 1956. Notes on British Species of the Genus *Sphacelaria* Lyngb. — *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*. 37(1): 24–45.
- Katsaros C., Galatis B. 1990. Thallus development in *Halopteris filicina* (Phaeophyceae, Sphacelariales). — *British Phycological Journal*. 25(1): 63–74.
- Katsaros C., Motomura T., Nagasato C., Galatis B. 2009. Diaphragm development in cytokinetic vegetative cells of brown algae. — *Botanica Marina*. 52(2): 150–161.
- Kudryavtseva E.O. 2023. Plasmodesmata of brown algae (Phaeophyceae): structure, localization and functions. — *Bot. Zhurn.* 108(10): 865–878 (In Russ.).
- Kützing F.T. 1843. *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange*: Textbd (Vol. 1). Leipzig. 664 p.
- Lewis F., Taylor W.R. 1933. Notes from the Woods Hole Laboratory — 1932. — *Rhodora*. 35(413): 147–154.
- Liddle L.B., Neushul M. 1969. Reproduction in *Zonaria farlowii*. II. Cytology and ultrastructure. — *Journal of Phycology*. 5: 4–12.
- Loewenstein W.R. 1979. Junctional intercellular communication and the control of growth. — *Biochim. Biophys. Acta*. 560: 1–65.
- Lyngbye H.C. 1819. *Tentamen hydrophytologiae danicae, continens omnia hydrophyta cryptogama Daniae, Hol-satiae, Faeroae, Islandiae, Groenlandiae hucusque cognita, systematice disposita, descripta et iconibus illustrata, adjectis simul speciebus norvegicis: opus praemio in universitate regia Havniensi ornamentum, sumtu regio editum*. T. 1. Gyldeendal. 388 p.
- Masyuk N.P. 1993. *Evolutsyonnye aspekty morfologii eukarioticheskikh vodorosley*. Kiev. 256 p. (In Russ.).
- Matienko B.T., Zagornyan E.M., Rotaru G.I., Osadchii V.M., Kalalb T.I., Kolesnikova L.S., Maksimova E.B., Artemova L.I., Belous T.K., Michailov V.I., Tkachenko A.V., Pulbere E.M., Kolomeichenko V.N., Nikolaeva M.G. 1988. *Printsipy strukturnykh preobrazovaniy u rasteniy* [Principles of structural transformations in plants]. Kishinev. 240 p. (In Russ.).
- McCully M.E. 1965. A note on the structure of the cell walls of the brown alga *Fucus*. — *Canadian Journal of Botany*. 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. — *Journal of Cell Science*. 3: 1–16.
- 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., 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 multiseriate filamentous brown alga, *Halopteris congesta* (Sphacelariales, Phaeophyceae). — *Journal of phycology*. 53(2): 333–341.
- 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., 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.
- Perestenko L.P. 2005. Genus *Sphacelaria* Lyngbye (Sphacelariales, Phaeophyta) in the far-eastern seas of Russia. — Novitates systematicae plantarum non vascularium. 39: 61–65 (In Russ.).
- Prud'homme van Reine W.F. 1982. A taxonomic revision of the European Sphacelariaceae (Sphacelariales, Phaeophyceae). Leiden. 293 p.
- Prud'homme van Reine W.F., Star W. 1981. Transmission electron microscopy of apical cells of *Sphacelaria* spp. (Sphacelariales, Phaeophyceae). — Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants. 27(2): 523–546.
- Ramus J. 1969. Pit connection formation in the red alga *Pseudogloiophloea*. — Journal of phycology. 5: 57–63.
- Raven J.A. 2005. Evolution of plasmodesmata. — In: Plasmodesmata. Oxford. P. 33–52.
- Robards A.W. 1976. Plasmodesmata in higher plants. — In: Plasmodesmata. Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata. Canberra. P. 15–57.
- Schmitz K. 2012. Algae. — In: Sieve elements: comparative structure, induction and development. Berlin. P. 1–18.
- Snegirevskaya B.S., Komissarchik Ya.Yu. 1980. Ultrastruktura specializirovannyh mezhkлетochnyh kontaktov. — Cytologia. 22(9): 1011–1136 (In Russ.).
- 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. — Journal of plant research. 128(1): 7–15.