

Diverzita bunkových stien rastlín

Plant cell walls diversity

DESANA LIŠKOVÁ

Chemický ústav Slovenskej akadémie vied, Dúbravská cesta 9, 845 38 Bratislava
chemlisk@savba.sk

Abstract: The diversity of organisms in various environmental conditions is a known phenomenon. These environmental impact induces changes on the cellular and subcellular level resulting thereafter in the diversity of whole organisms. Structural and functional variations of plant cell walls during the ontogeny (growth and development) and in contaminated environment is the topic of this contribution. The variability of plant cell walls under the stress of toxic metals is one of the activities of the *Center of Excellence for Protection and Use of Landscape and Biodiversity* of the Operational Programme Research and Development financed by the European Regional Development Fund.

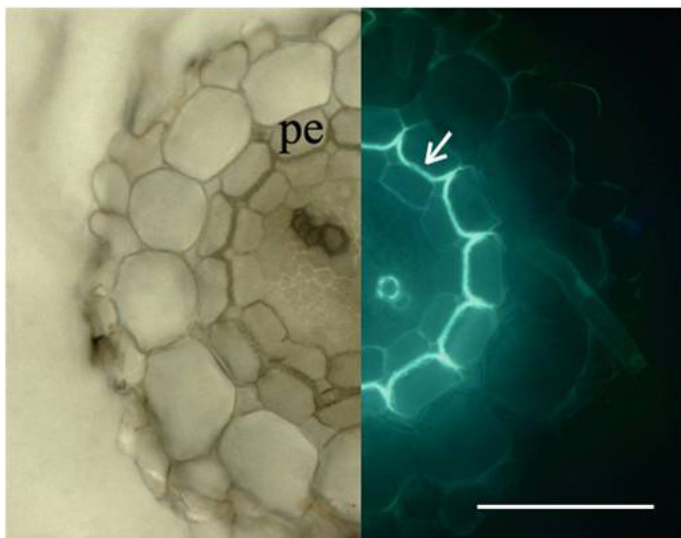
Key words: contamination, environment, plant cell wall diversity, structural and functional variability.

Podobne ako existuje diverzita ekosystémov, diverzita v rastlinnej, či živočíšnej ríši, existuje diverzita na celulárnej a subcelulárnej úrovni. V tomto prípade budeme hovoriť o celulárnej, resp. subcelulárnej diverzite v rastlinách. Vzniká jednak počas rastu a vývinu rastliny, ale závisí aj od podmienok a zmien prostredia, v ktorom sa rastlina nachádza. Bunkovou štruktúrou, ktorá veľmi viditeľne reaguje svojim zložením, hrúbkou, či pevnosťou ako na vnútorné, tak aj na vonkajšie vplyvy prostredia, je rastlinná bunková stena.

Rastlinné bunkové steny sú komplexné a dynamické kompartmenty, ktoré podporujú mnohé aspekty vývinu bunky, rastu orgánov a ich vlastností. Pri štúdiu bunkových stien v súvislosti s mechanizmom rastu sa získali významné znalosti o stenových polysacharidových komponentoch a pomocou nich sa podarilo vytvoriť schematické modely bunkových stien so sacharidovými komponentmi, ktoré bunkovú stenu držia pokope a určujú jej vlastnosti (Somerville et al. 2004). Takéto modely sú však všeobecné, zamerané na pochopenie základnej štruktúry, vlastností a funkcie rastlinnej bunkovej steny. Vzhľadom na diverzitu buniek a komplexnosť ich stien preto jeden jednoduchý model bunkovej steny nie je dostačujúci pre všetky aspekty a štruktúrno-funkčné variety bunkových stien nachádzajúcich sa v prírode v rastlinách, i keď samozrejme existujú základné architektonické princípy bežné pre všetky primárne alebo sekundárne bunkové steny. Meristémy tvoria bunky s primárnymi bunkovými stenami. Ako sa určitý orgán vyvíja, diferencujú sa druho-

špecifické vzory buniek, pričom niektoré vytvárajú sekundárne bunkové steny s vlastnosťou odolávať stresu z tlaku. Všetky rastúce časti rastlín podliehajú buď vplyvom vlastnej váhy alebo silou vetra striedavo stláčaniu alebo natáhovaniu. Z toho vyplýva, že bunkové steny, ako aj stredné lamely, ktoré držia bunky navzájom, musia byť schopné adekvátne odolávať stlačeniu, ťahovým a trhavým silám. Bunková stena, okrem zabezpečenia uvedených mechanických vlastností, umožňuje prenos signálu, čím môže v bunke dôjsť k metabolickým zmenám, ktoré majú za následok zmenu vlastností samotnej bunkovej steny a s ňou súvisiaceho chovania sa bunky v meniacom sa prostredí, či životnom cykle rastliny.

Preto sú dnešné štúdiá zamerané na štruktúru a vlastnosti rastlinných bunkových stien v určitom type pletiva, v určitej etape vývinu, alebo sú zamerané



Obr. 1. Ručný rez koreňom peniažteka modrastého (*Thlaspi caerulescens*), hyperakumulátora zinku a kadmia. Šípka označuje peri-endodermálnu vrstvu (pe) so zhrubnutými bunkovými stenami. Rez: vľavo – biele (viditeľné) svetlo, vpravo – UV svetlo (autofluorescencia). Mierka: 50 μ m. (preparát a foto I. Zelko, Chemický ústav SAV, Bratislava)

Fig. 1. Hand section of *Thlaspi caerulescens* root, a hyperaccumulator of zinc and cadmium. Peri-endodermal layer (pe) with thickened cell walls (arrow). Part left - visible light, part right - UV light (autofluorescence). Magnification: 50 μ m. (microscopic section and photo I. Zelko, Institute of Chemistry, SAS, Bratislava).

na zmeny štruktúry, či hrúbky bunkových stien v jednotlivých bunkách, ktoré súvisia so zmenou podmienok vonkajšieho prostredia. Tieto zmeny v niektorých prípadoch vyvolali dlhodobé/dedičné zmeny štruktúry bunkových stien, ktoré sa preniesli na stavbu/štruktúru niektorého orgánu rastliny a umožňujú takýmto rastlinám osídľovať stanovištia, ktoré sú pre iné alebo väčšinu rastlín nevhodné. Rastliny odolné voči vonkajšiemu stresovému vplyvu, pochádzajúcemu z osídleného stanovišťa, sú napr. hyperakumulátory toxických kovov. Konkrétnym príkladom je *Thlaspi caerulescens*, ktorý je hyperakumulátorom zinku a kadmia (Obr. 1). Avšak zmeny buniek, ktoré tvoria celé pletivá či štruktúry, môžu vzniknúť aj počas krátkodobej stresovej expozície rastlín, napr. toxickým kovom.

Zmeny zloženia, hrúbky a vlastností bunkových stien ovplyvňujú tiež hydraulické vlastnosti koreňov, ktoré značne varirujú v závislosti od rastlinného druhu (Kramer & Boyer 1995) a súčasne sú silno ovplyvňované vonkajším prostredím, čo sa prejavuje zmenami anatómie a morfológie koreňov. Environmentálne faktory, ako je napr. stres zo sucha vyvolaného zasolením a podmienky rastu zintenzívňujú tvorbu apoplazmických bariér v koreňoch depozíciou lignínu a suberínu (suberínová lamela, Caspariho pásiky) (Reinhardt & Rost 1995).

Máme len málo informácií o diverzite makromolekulárnej konfigurácie bunkových stien *in situ*, ku ktorej môže dochádzať vo vyvíjajúcom sa orgáne (Harris 2005) alebo v stresových podmienkach.

Mnohé z objavov v oblasti rastlinnej bunkovej steny sa dosiahli technickým pokrokom v mikroskopii, spektroskopii, molekulárnej genetike, modelových systémoch, ako aj porovnaním s baktériami alebo živočíšnymi a fungálnymi systémami. V súčasnosti sú imunohistochemické techniky jedny z najlepších súborov metód na rozlíšenie stenových mikroštruktúr a na precíznu lokalizáciu polymérov *in situ* v komplexných pletivách, pri ktorých sa zvyčajne využívajú monoklonálne protilátky. Alternatívne stratégie na determináciu variácií na úrovni bunkových mikroštruktúr zahŕňajú mikrospektrometrie stanovujúce chemickú štruktúru alebo fyzikálne vlastnosti. Takéto spektroskopie (napr. Fourier-transform infrared) FT-IR mikrospektroskopie môžu poskytnúť prehľad o všetkých hlavných chemických komponentoch bunkovej steny, teda celulóze, pektíne a hemicelulózach - glykánach viazaných krížovou väzbou, o proteínoch a ligníne.

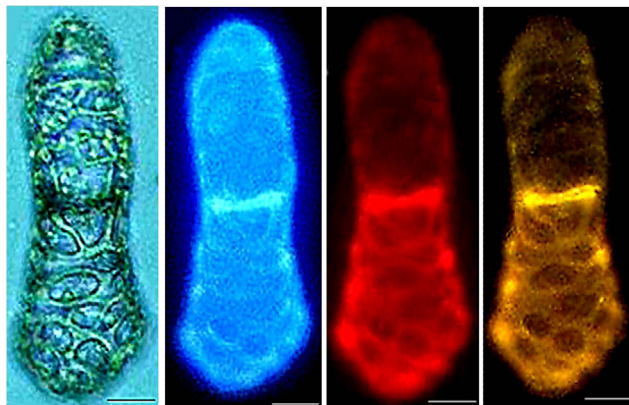
Z konkrétnych modelov bunkových stien sa vytvorili predstavy o určitom usporiadaní jednotlivých zložiek bunkovej steny. Pre komplexný obraz o individuálnych stenách v individuálnych bunkách rastliny v určitej životnej fáze

alebo v určitých podmienkach (napr. v kontaminovanom prostredí), je potrebné zachytiť bunkové steny z určitého typu buniek v určitom bode vývinu, alebo pri určitej zmene. Je totiž známe, že pri kontaminácii substrátu toxickým kovom, sa tento môže ukladať v bunkovej stene, čo je prejavom jedného zo spôsobov ochrany alebo obrany rastliny v kontaminovanom prostredí. V takýchto prípadoch sa v určitých pletivách, resp. bunkách orgánov tvoria špecifické štruktúry, ktoré sú súčasťou bunkových stien, ktoré bránia prenikaniu toxických kovov do symplazmických priestorov rastliny. Kombináciou chemických a fyzikálnych metód, izotopovým značením, analýzou väzieb, použitím čistých degradačných enzýmov a mikroskopickými technikami sa podarilo odhaliť významnú chemickú heterogenitu, resp. diverzitu polymérov bunkovej steny. Zistilo sa tiež, že bunkové steny tráv sa podstatne líšia od bunkových stien dvojkľúčolistových a ostatných jednokľúčolistových rastlín, a to hlavne v necelulózových polysacharidoch. Podobne sa rozšírili poznatky o rôznych druhoch proteínov bunkovej steny.

Mechanické a funkčné vlastnosti bunkovej steny sú definované jej detailnou molekulárnou architektúrou. Bunková stena je zložená z dvoch na sebe nezávislých sietí – 1; z celulózových mikrofibril uložených 2; v sieti polysacharidov hemicelulóza a pektínu. Každá z týchto sietí vykazuje rozdielne fyzikálne a mechanické vlastnosti. Je známe, že nielen steny rozdielnych buniek majú rozdielne zloženie, ale aj rôzne stenové polyméry môžu byť koncentrované v rozdielnych stenových vrstvách a tiež rozdielne oblasti alebo fazety jednej bunkovej steny môžu mať veľmi rozdielne zloženie aj hrúbku. Tento fakt platí nielen pre polysacharidy, ale aj pre proteíny asociované s bunkovou stenou.

Lokálna variácia hrúbky a zloženia bunkovej steny sa považuje za integrálnu súčasť diferenciačného procesu bunky vo vzťahu k susediacim bunkám. Tieto zmeny prebiehajú od začiatku vzniku bunkovej steny pri cytokinéze cez bunkovú expanziu (rozťažnosť) k lokálnemu hrubnutiu (kolenchým, xy-lém) (Obr. 2) až k stenovému rozrušeniu (cievne elementy) v rámci vývinu bunky, ale aj vo vzťahu k environmentálnym zmenám prostredia.

Z doterajších výskumov tiež vyplýva, že bunková stena je dynamická extracelulárna štruktúra rastlinnej bunky, ktorá zachytáva signály obojstranne pomocou proteínov integrovaných v plazmatickej membráne. Turgor, citlivosť na osmotické pomery, mechanické stresy, to všetko prechádza cez bunkovú stenu a stena zase odpovedá nazad cytoskeletu. Tieto signály fungujú jednak počas celého života buniek alebo normálneho vývinu tak, že ovplyvňujú lokálne zmeny bunkovej steny alebo môžu fungovať aj ako odpoveď na vplyvy vonkajšieho prostredia. V uvedených prípadoch sa uplatňujú fragmenty štruk-



Obr. 2. Lokálne zhrubnutia bunkových stien tracheálnych buniek v bunkovej kultúre cínie (*Zinnia elegans*). A – viditeľné svetlo; B, C, D – pozorované za použitia rôznych fluorescenčných filtrov. Mierka: 10 μ m (preparát a foto A. Kákošová, Chemický ústav SAV, Bratislava)

Fig. 2. Local thickenings of cell walls in tracheary cells, *Zinnia elegans* cell culture. A – visible light; B, C, D – various flurescent filters. Magnification: 10 μ m. (microscopic preparation and photo A. Kákošová, Institute of Chemistry SAS, Bratislava)

túrnych stenových polysacharidov (oligosacharidy) ako signálne ligandy pre podnet z prostredia, napr. atak patogéna (Albersheim et al. 2011) alebo prítomnosť toxického kovu.

Tento článok bol vytvorený realizáciou projektu „Centrum excelentnosti pre ochranu a využívanie krajiny a biodiverzitu“, na základe podpory operačného programu Výskum a vývoj, financovaného z Európskeho fondu regionálneho rozvoja.

Literatúra

- Albersheim, P., Darvill, A., Roberts, K., Sederoff, R. & Staehelin, A. 2011. Plant Cell Walls. Garland Science, Taylor & Francis Group, LLC, ISBN 978-0-8153-1996-2, pp. 430.
- Harris, P.J. 2005. Diversity in plant cell walls. In Wallingford H.R.J. (ed.), Plant Diversity and Evolution: Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants. CAB International Publishing p. 201-227.
- Kramer, P.J. & Boyer, J.S. 1995. Water relations of plant and soil. Orlando: Academic Press. ISBN 0-12-425060-2 <http://udspace.udel.edu/handle/19716/2830>
- Reinhardt, D.H. & Rost, T.L. 1995. Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots. Environmental and Experimental Botany 35: 563–574.
- Somerville, C., Bauer, S., Brininstool, G., Facette, M., Hamann, T., Milne, J., Osborne, E., Paradez, A., Persson, S., Raab, T., Vorwerk, S. & Youngs, H. 2004. Towards a systems approach to understanding plant cell walls. Science 306: 2206-2211.

Došlo 25. 11. 2015, prijaté 8. 8. 2016